

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Departamento de Zoología y Antropología



TESIS DOCTORAL

Avances en el conocimiento de la familia Myrmeleontidae (Insecta, Neuroptera) de la Península Ibérica y Baleares: estadios larvarios, filogenia y modelos de distribución

Advances in the knowledge of the family Myrmelentidade (Insecta: Neuroptera) in Iberian Peninsula and Balearic Islands: larval stages, phylogeny and distribution models

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR

PRESENTADA POR

Fernando Acevedo Ramos

Director

Victor José Monserrat Montoya

Madrid, 2017

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Departamento de Zoología y Antropología Física



TESIS DOCTORAL

**Avances en el conocimiento de la familia Myrmeleontidae
(Insecta, Neuroptera) de la Península Ibérica y Baleares: estadios
larvarios, filogenia y modelos de distribución.**

**Advances in the knowledge of the family Myrmeleontidae
(Insecta: Neuroptera) in Iberian Peninsula and Balearic Islands:
larval stages, phylogeny and distribution models.**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR

Presentada por:

Fernando Acevedo Ramos

Dirigida por:

Víctor José Monserrat Montoya

Madrid, 2016

VÍCTOR JOSÉ MONSERRAT MONTOYA, EX CATEDRÁTICO DEL DEPARTAMENTO DE ZOOLOGÍA Y ANTROPOLOGÍA FÍSICA DE LA FACULTAS DE CIENCIAS BIOLÓGICAS DE LA UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID, CERTIFICA:

Que la presente memoria titulada ``Avances en el conocimiento de la familia Myrmeleontidae (Insecta, Neuroptera) de la Península Ibérica y Baleares: estadios larvarios, filogenia y modelos de distribución`` presentada por D. Fernando Acevedo Ramos para optar al título de Doctor en Biología, ha sido realizada en el departamento de Zoología y Antropología Física de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad Complutense de Madrid bajo mi dirección. Y considerando que se presenta trabajo de Tesis, autorizo su presentación a la Junta de Facultad.

Para que así conste, firmo el presente en Madrid, ... noviembre 2016

El doctorando

Vº Bº del director

Fernando Acevedo Ramos

Víctor J. Monserrat Montoya

La presente Tesis Doctoral ha sido financiada por una beca de Formación de Personal Investigador (FPI) concedida por Ministerio de Ciencia e Innovación, Gobierno de España (referencia de la ayuda: BES-2011-043799). Así mismo, la doctoranda recibió financiación externa para el desarrollo de los estudios incluidos en la Tesis:

Proyecto de Investigación del Ministerio de Ciencia e Innovación, Gobierno de España: "Fauna Ibérica", referencia: CGL2010-22267-C07-05.

Proyecto de Investigación del Ministerio de Ciencia e Innovación, Gobierno de España: "Filogeografía y especiación críptica en dos grupos de invertebrados de vagilidad reducida: Oligoquetos y Kinorrincos", referencia: CGL-2013-42908-P.

ÍNDICE

RESUMEN	I
ABSTRACT	VIII
I. INTRODUCCIÓN	1
I.1. CONTEXTO ZOOLOGICO: ORDEN NEUROPTERA.	1
I.2. SUBORDEN MYRMELEONTIFORMIA: CARACTERÍSTICAS Y FAMILIAS.	7
I.3. FAMILIA MYRMELEONTIDAE	9
I.3.1 HISTORIAL DE SU CONOCIMIENTO.	9
I.3.2 ORIGEN Y REGISTRO FÓSIL.	11
I.3.3 DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA.	11
I.3.4 CARACTERÍSTICAS GENERALES.	12
I.3.5 SISTEMÁTICA Y FILOGENIA.	13
I.3.6 BIOLOGÍA DE LA FAMILIA MYRMELEONTIDAE.	18
I.3.6.1 Cortejo, comunicación sexual, cópula, ovoposición y huevos.	18
I.3.6.2 Ciclos vitales, pupación y emergencia del adulto.	20
I.3.6.3 Alimentación	22
I.3.6.4 Defensa visual	23
I.3.6.5 Datos sobre la ecología de Myrmeleontidae.	23
I.3.6.6 Enemigos naturales.	28
I.4 LA FAMILIA MYRMELEONTIDAE EN LA PENÍNSULA IBÉRICA E ISLAS BALEARES	29
II.OBJETIVOS	31
III.MATERIAL Y MÉTODOS	33
III.1 ÁREA DE ESTUDIO.	33
III.2 MUESTREOS REALIZADOS.	33
III.3 MÉTODOS DE MUESTREO.	34
III.4 CONSERVACIÓN Y CRÍA DE LOS EJEMPLARES EN EL LABORATORIO.	36
III.5 MATERIAL ESTUDIADO.	39
III.6 ESTUDIO DE LOS EJEMPLARES.	39
III.6.1 ESTUDIO GENERAL A MICROSCOPÍA ÓPTICA Y FOTOGRAFÍA.	40
III.6.1.1 Morfología e información de los adultos.	41
III.6.1.2 Morfología larvaria.	41
III.6.1.3. Otros datos.	41
III.6.2. MICROSCOPÍA ELECTRÓNICA.	42
III.6.2.1 Preparación de muestras.	42
III.6.2.2. Material estudiado en microscopía electrónica.	43
III.6.2.3. Estructuras estudiadas en microscopía electrónica.	45
III.6.3. MICROTOMOGRFÍA COMPUTARIZADA DE ALTA DEFINICIÓN.	45
III.6.3.1. Material estudiado en microCT.	46
III.6.3.2. Preparación de las muestras, escaneo y reconstrucción.	46

III.6.3.3. Procesado de imágenes.	47
III.7. BASE DE DATOS.	47
III.8. MAPAS DE DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA GENERAL.	48
III.9. MÉTODOS EMPLEADOS EN EL ESTUDIO FILOGENÉTICO.	49
III.9.1 EXTRACCIÓN ADN.	50
III.9.2 AMPLIFICACIÓN DE FRAGMENTOS DE ADN POR PCR.	50
III.9.3 SECUENCIACIÓN AUTOMÁTICA.	51
III.9.4. MATERIAL EMPLEADO EN LOS ANÁLISIS MOLECULARES.	51
III.9.5. ANÁLISIS FILOGENÉTICO.	57
III.9.5.1 Análisis basado en modelos evolutivos.	57
III.9.5.2 Análisis basado en máxima parsimonia	58
III.9.5.3 Reconstrucción de caracteres ancestrales.	58
III.10. MODELOS POTENCIALES DE DISTRIBUCIÓN.	59
III.10.1. DATOS DE PRESENCIAS.	59
III.10.2. VARIABLES UTILIZADAS.	60
III.10.3. DESARROLLO DE LOS MODELOS.	61
 IV. RESULTADOS Y DISCUSIONES	 65
 CAPÍTULO 1. MORFOLOGÍA.	 67
 1.1. MORFOLOGÍA GENERAL DE LOS IMAGOS.	 67
1.1.1. ANTECEDENTES.	67
1.1.2. MORFOLOGÍA GENERAL.	67
1.2. MORFOLOGÍA GENERAL DE LOS ESTADIOS LARVARIOS.	73
1.2.1. ANTECEDENTES.	73
1.2.2. MORFOLOGÍA GENERAL.	73
1.2.3. TIPOS DE SETAS.	79
 CAPÍTULO 2. LOS MYRMELEONTIDAE ÍBERO-BALEÁRICOS: TAXONOMÍA Y ESPECIES CONSIDERADAS, CLAVE DE IDENTIFICACIÓN DE LOS IMAGOS, RECOPIACIÓN Y ACTUALIZACIÓN DE LAS CITAS BIBLIOGRÁFICAS, Y DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA, FENOLÓGICA Y ALTITUDINAL DE LAS ESPECIES.	 81
 2.1. ANTECEDENTES Y COMENTARIOS PREVIOS.	 81
2.2. LISTA DE SUBFAMILIAS, TRIBUS, GÉNEROS Y ESPECIES ÍBERO-BALEÁRICAS CONSIDERADAS.	81
2.3. IDENTIFICACIÓN DE LOS ADULTOS DE MYRMELEONTIDAE DE LA PENÍNSULA IBÉRICA Y BALEARES.	83
2.3.1. COMENTARIOS PREVIOS.	83
2.3.2. CLAVE DE IDENTIFICACIÓN DE LOS ADULTOS DE MYRMELEONTIDAE DE LA PENÍNSULA IBÉRICA Y BALEARES.	84
2.4. CITAS BIBLIOGRÁFICAS, MEDIDAS ALARES, Y DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA, FENOLÓGICA Y ALTITUDINAL DE LOS TAXONES DE MYRMELEONTIDAE EN LA PENÍNSULA IBÉRICA Y BALEARES.	93
2.5. ESPECIES CITADAS COMO PROBABLES EN LA PENÍNSULA IBÉRICA.	141
2.7. ESPECIES INCORRECTAMENTE CITADAS EN LA PENÍNSULA IBÉRICA.	141

**CAPÍTULO 3. ESTADIOS LARVARIOS DE LAS ESPECIES ÍBERO-BALEÁRICAS DE
MYRMELEONTIDAE. 143**

3.1. ANTECEDENTES Y COMENTARIOS PREVIOS.	143
3.2. CLAVE DE IDENTIFICACIÓN DE LAS LARVAS DE TERCER ESTADIO DE LOS GÉNEROS DE MYRMELEONTIDAE DE LA PENÍNSULA IBÉRICA E ISLAS BALEARES.	145
3.3. DESCRIPCIONES, DATOS DE BIOLOGÍA Y COMPORTAMIENTO.	148
Tribu Palparini Navás, 1912.	148
<i>Palpares libelluloides</i> (Linnaeus, 1764).	148
Tribu Dendroleontini Banks, 1899.	151
<i>Tricholeon relictus</i> Hölzel y Monserrat, 2002.	151
Tribu Nemoleontini Banks, 1911.	156
<i>Nemoleon notatus</i> (Rambur, 1842).	157
<i>Creoleon lugdunensis</i> (Villers, 1789).	159
<i>Creoleon aegyptiacus</i> (Rambur, 1842).	163
<i>Macronemurus appendiculatus</i> (Latreille, 1807).	169
<i>Distoleon annulatus</i> (Klug, 1834).	174
<i>Distoleon tetragrammicus</i> (Fabricius, 1798).	179
<i>Neuroleon arenarius</i> Navás, 1904.	184
<i>Neuroleon egenus</i> (Navás, 1914).	188
<i>Neuroleon nemausiensis</i> (Borkhausen, 1791).	190
<i>Neuroleon ocreatus</i> (Navás, 1904).	196
<i>Megistopus flavicornis</i> (Rossi, 1790).	201
<i>Gymnocnemia variegata</i> (Schneider, 1845).	206
Tribu Myrmecaelurini Esben-Petersen, 1918.	210
<i>Myrmecaelurus trigrammus</i> (Pallas, 1771).	211
Tribu Gepini Markl, 1954.	216
<i>Solter liber</i> Navás, 1912.	216
Tribu Acanthaclisini Navás, 1912.	221
<i>Acanthaclisis occitanica</i> (Villers, 1789).	221
<i>Synclisis baetica</i> (Rambur, 1842).	226
Tribu Myrmeleontini Latreille, 1802.	231
<i>Myrmeleon formicarius</i> Linnaeus, 1767.	232
<i>Myrmeleon gerlindae</i> Hölzel, 1974.	235
<i>Myrmeleon inconspicuus</i> Rambur, 1842.	240
<i>Myrmeleon hyalinus</i> Olivier, 1811.	247
<i>Myrmeleon almohadarum</i> Badano, Acevedo, Pantaleoni y Monserrat, 2016.	251
<i>Euroleon nostras</i> (Geoffroy in Fourcroy, 1785).	262
3.4. OTROS DATOS: PERÍODOS DE DESARROLLO Y PARASITOIDES	268
Períodos de desarrollo.	268
Parasitoides.	269
3.5. DISCUSIÓN	270
3.5.1. IMPLICACIONES DEL ESTUDIO DE LAS FASES LARVIARIAS EN LA FAMILIA MYRMELEONTIDAE.	270

<u>CAPÍTULO 4. SENSILAS Y OTRAS ESTRUCTURAS TEGUMENTARIAS EN LAS LARVAS.</u>	<u>281</u>
4.1. ANTECEDENTES Y COMENTARIOS PREVIOS.	281
4.2. SENSILAS.	281
4.2.1. TIPOS DE SENSILAS OBSERVADOS Y FUNCIÓN.	281
4.2.2. LOCALIZACIÓN DE LAS SENSILAS EN LAS LARVAS.	282
4.3. OTRAS ESTRUCTURAS TEGUMENTARIAS	284
4.4. DISCUSIÓN	293
<u>CAPÍTULO 5. ESTUDIO DE LA MORFOLOGÍA EXTERNA Y ANATOMÍA INTERNA DE LAS LARVAS DE MYRMELEONTIDAE MEDIANTE TÉCNICAS NO INVASIVAS: MICROCT.</u>	<u>297</u>
5.1. ANTECEDENTES Y COMENTARIOS PREVIOS.	297
5.2. RESULTADOS.	298
5.3. DISCUSIÓN.	310
<u>6. CAPÍTULO 6. APROXIMACIÓN A LA FILOGENIA DE LA FAMILIA MYRMELEONTIDAE BASADO EN ESPECIES DE LA PENÍNSULA IBÉRICA E ISLAS BALEARES.</u>	<u>315</u>
6.1. ANTECEDENTES Y COMENTARIOS PREVIOS.	315
6.2. MATRIZ DE CARACTERES.	316
6.2.1. CARACTERES DE LOS IMAGOS.	316
6.2.2. CARACTERES LARVARIOS.	319
6.3. RESULTADOS.	323
6.3.1. ANÁLISIS DE EVIDENCIA TOTAL.	324
6.3.2. ANÁLISIS MORFO-ECOLÓGICOS.	326
6.3.3. TRANSFORMACIÓN DE LOS CARACTERES MORFO-ECOLÓGICOS.	327
6.3.4. ANÁLISIS MOLECULARES.	328
6.4. DISCUSIÓN.	333
6.4.1. FILOGENIA DE MYRMELEONTIDAE.	333
6.4.2. EVOLUCIÓN DE LOS CARACTERES MORFO-ECOLÓGICOS DE MYRMELEONTIDAE	335
6.4.1. FUTURAS LÍNEAS DE INVESTIGACIÓN.	336
<u>CAPÍTULO 7. MODELOS DE DISTRIBUCIÓN POTENCIAL DE LAS ESPECIES DE MYRMELEONTIDAE EN LA PENÍNSULA IBÉRICA E ISLAS BALEARES.</u>	<u>337</u>
7.1. ANTECEDENTES.	337
7.2. DESARROLLO DEL ESTUDIO.	337
7.3. RESULTADOS.	338
7.4. DISCUSIÓN.	358
<u>V. CONCLUSIONES</u>	<u>363</u>
<u>V. CONCLUSIONS</u>	<u>367</u>

<u>VI. BIBLIOGRAFÍA.</u>	<u>371</u>
---------------------------------	-------------------

<u>APÉNDICE I. ARTÍCULOS PUBLICADOS DURANTE LA TESIS</u>	<u>415</u>
---	-------------------

RESUMEN

Introducción.

La familia Myrmeleontidae, cuyos miembros son comúnmente conocidos como hormigas-león, pertenece al orden Neuroptera, uno de los órdenes más antiguos dentro de los insectos con metamorfosis completa (Endopterygota). Este orden muestra una gran variedad de formas debido a su antigüedad, haciendo complicado establecer una diagnosis óptima. Dentro de los neurópteros existen 17 familias actuales, con aproximadamente 6000 especies. Estudios filogenéticos recientes han terminado de demostrar que se trata de un grupo monofilético. En Neuroptera existen, a su vez, tres subórdenes bien soportados: Nevrothiformia, Hemerobiiformia y Myrmeleontiformia. En este último suborden se encuentran la familia Myrmeleontidae.

Dentro de la gran diversidad del orden Neuroptera, Myrmeleontidae es la familia que ha alcanzado un mayor éxito evolutivo, probablemente debido a las adaptaciones que se han dado en sus estadios larvarios. El origen de esta familia data del Cretácico Inferior, y existen unas 2000 especies actuales. Los miembros de Myrmeleontidae están distribuidos por todos los continentes excepto en las zonas más frías, concentrándose generalmente en zonas templadas, tropicales o subtropicales, y son particularmente características de lugares cálidos y xéricos con suelos arenosos o rocas friables.

Estos animales eran considerados como seres mitológicos desde la Antigüedad, debido a que las larvas de algunas especies fabrican trampas de caída en forma de cono. Los estudios sobre esta familia se han basado históricamente en las especies que construyen este tipo de trampas, pese a que la mayoría de especies no las fabrican.

Como características generales de la familia, que comparten con casi todas las familias de neurópteros, los imagos poseen el cuerpo blando, dos grandes ojos y cuatro alas subiguales en tamaño y normalmente estrechas, que no les permiten volar grandes distancias. Las larvas son robustas y campodeiformes, y poseen las mandíbulas y las maxilas acopladas formando dos piezas muy alargadas y curvadas que sobresalen notablemente de la cabeza. Las pupas son décticas y exaradas, y sus piezas bucales están muy desarrolladas.

La sistemática del grupo es compleja, y a pesar de que se han establecido desde finales del siglo XIX una considerable variedad de subfamilias, tribus y subtribus, sus estatus permanecen inciertos y no se ha establecido un consenso sobre su integridad. Ninguna de las modernas subfamilias está basada en estudios filogenéticos, por lo que el debate en cuanto a la clasificación más óptima de la familia continúa. En la actualidad, la mayoría de autores considera tres subfamilias actuales: Stilbopteryginae, Palparinae y Myrmeleontinae. La separación de estos grupos, así como el emplazamiento de las tribus, sobre todo algunas pobremente definidas o pequeñas, ha sido comúnmente realizada por caracteres de los adultos. Sin embargo, ya se ha indicado en numerosos trabajos la importancia de las fases larvarias, tanto de su morfología como de su biología, y cuyo conocimiento ayudará a establecer una clasificación más natural de la familia.

Stilbopteryginae es una subfamilia restringida en su distribución a Australia. Presentan tan sólo dos géneros: *Stilbopteryx* Newman, 1838 y *Aeropteryx* Riek, 1968. Este grupo presenta el estatus mejor establecido de toda la familia Myrmeleontidae.

Palparinae es una subfamilia con cuatro tribus denominadas Palparidiini Markl, 1954, Palparini Banks, 1911, Pseudodimarini Markl, 1954 y Dimarini Navás, 1914. Están ausentes en Australia y Sudamérica, y se encuentran predominantemente en zonas africanas tropicales. El estatus de la subfamilia Palparinae es controvertido; algunos autores la consideran un grupo plesiomórfico, otros un grupo altamente evolucionado dentro de la familia, y otros autores consideran que no hay razón para separar este grupo de la subfamilia Myrmeleontinae. La tribu Palparini, la más numerosa de esta subfamilia, presenta unas larvas que están consideradas como algunos de los mayores y más eficientes depredadores edáficos entre los insectos.

La subfamilia Myrmeleontinae es la más numerosa. Sus miembros se distribuyen por todo el mundo excepto en las zonas más frías, aunque algunos grupos están mucho más restringidos. Dentro de esta subfamilia, el número de tribus varía según autores. En esta Tesis se consideran once tribus: Maulini Markl, 1954, Dendroleontini Banks, 1899, Nemoleontini Banks, 1911, Brachynemurini Banks, 1927, Gnopholeontini Stange, 1994, Lemolemini Stange, 1994, Myrmecaelurini Esben-Petersen, 1919, Gepini Markl, 1954, Nesoleontini Markl, 1954, Myrmeleontini Latreille, 1802 y Acanthaclisini Navás, 1912. Sólo esta subfamilia posee larvas que fabrican trampas de caída en forma de cono (predominantemente Myrmeleontini, con algunos otros registros), y los estudios biológicos tienden a focalizarse en ellos, a pesar de que representan una pequeña proporción del conjunto de la familia. La tribu Myrmeleontini es el grupo más exitoso de hormigas-león. Algunas de las tribus de Myrmeleontinae, como Dendroleontini o Acanthaclisini, son consideradas subfamilias por algunos autores. Otras son puestas en duda por muchos autores, como Nemoleontini.

Por tanto, como se observa en las subfamilias Palparinae y Myrmeleontinae, la necesidad de estudios filogenéticos que esclarezcan los estatus de muchos de los grupos considerados es clara.

Las hormigas-león poseen ciclos vitales de casi tres años, de los que más de dos años y medio se encuentran en forma de larva. En general, los adultos viven de unas dos semanas hasta algo más de un mes. Existen excepciones, como la subfamilia Stilbopteryginae cuyo ciclo vital alcanza los seis años. Las larvas pasan por tres estadios, en los que el tercero es el más longevo. Al final de este estadio, fabrican un capullo redondeado donde tiene lugar la pupación. La pupa rompe el capullo, y una vez fuera de éste tiene lugar la muda al estado adulto.

La comunicación sexual depende de feromonas. Los machos realizan el cortejo, y emiten una serie de compuestos volátiles para atraer a las hembras. Después, durante la cópula, juntan los extremos de los abdómenes, y se mantienen sujetos a la vegetación mediante sus patas. La transmisión de esperma es mediante espermátóforos. Las hembras pueden poner los huevos sobre la superficie del suelo o enterrados bajo el sustrato. Curiosamente, los huevos poseen dos micrópilos idénticos.

Generalmente, los adultos de Myrmeleontidae son de actividad crepuscular o nocturna, aunque también existen especies diurnas. Son casi siempre depredadores, aunque se han registrado algunas excepciones.

Las larvas son siempre depredadoras, y pueden sobrevivir muchos meses sin comer. En general parece que la tendencia evolutiva ha sido pasar de vivir en árboles (como muchas larvas de neurópteros), a oquedades y cuevas, y finalmente a alcanzar el medio edáfico, llegando a alcanzar el gran éxito evolutivo como depredadores sammófilos. La importancia de las fases larvarias ha sido resaltada desde el siglo XIX, y pese a ello no existe demasiada información sobre la mayoría de especies, ni se han descrito demasiadas larvas teniendo en cuenta el gran número de especies de la familia.

La gran cantidad de información que existe sobre los estadios larvarios se centra en las especies fabricantes de trampas de caída. Se sabe que en su dispersión y distribución local está influenciada por el tipo de sustrato y las condiciones bioclimáticas, y se conocen los mecanismos de la construcción de estas trampas en forma de conos, los mecanismos de captura de presas, etc. La necesidad reside en aplicar los conocimientos de estas larvas fabricantes de trampas al resto de taxones de la familia.

En cuanto a la información sobre las especies de esta familia en la Península Ibérica e Islas Baleares, hay que destacar los trabajos antiguos de M. P. Rambur, F. Walker, H. A. Hagen, etc., y posteriormente, hasta el primer tercio del siglo XX a L. Navás. En el último tercio del siglo XX y el primer tramo de siglo XXI, es digna de mención la tarea de V. J. Monserrat. Sin embargo, solamente se consideran como áreas bien muestreadas y conocidas en su fauna neuropterológica algo menos del 60 % del territorio, por lo que se debe mantener o aumentar el esfuerzo de muestreo para seguir incrementando la información sobre la familia Myrmeleontidae en la zona estudiada.

Objetivos.

El objetivo principal de la presente Tesis ha sido contribuir a aumentar el conocimiento de la familia Myrmeleontidae en diversas disciplinas: taxonomía, distribución, morfología, estadios larvarios, biología, filogenia y ecología, y utilizar estos aspectos de forma integradora para las especies de la Península Ibérica e Islas Baleares, y aportar nueva información que pueda aplicarse al conjunto de la familia. Los objetivos específicos pueden resumirse de la siguiente manera:

- Recopilar toda la información existente, tanto bibliográfica como de material estudiado.
- Establecer y estandarizar una terminología adecuada en castellano de los caracteres morfológicos de los imagos y las larvas de Myrmeleontidae.
- Identificar y establecer las especies presentes en la Península Ibérica e Islas Baleares de esta familia, aportando una clave de identificación actualizada y recopilando toda la información sobre cada una de sus especies.
- Describir los estadios larvarios de las especies íbero-baleáricas de Myrmeleontidae, aportando una clave de identificación de las especies.
- Establecer el tipo de setas, sensilas y otras posibles estructuras tegumentarias presentes en las larvas íbero-baleáricas de Myrmeleontidae.
- Utilizar la novedosa técnica del microCT para estudiar la morfología externa y anatomía interna de las larvas de Myrmeleontidae.
- Contribuir una filogenia de Myrmeleontidae utilizando caracteres morfológicos e información molecular basada principalmente en las especies presentes en la Península Ibérica y Baleares, para tratar de esclarecer el estatus y la posición sistemática de algunas tribus.

- Modelizar el nicho ecológico potencial de las distintas especies de Myrmeleontidae en la Península Ibérica e Islas Baleares mediante variables bioclimáticas, de altitud, litológicas y de cobertura vegetal.

Aportaciones principales.

El estudio se ha llevado en la Península Ibérica e Islas Baleares. Se han muestreado diferentes zonas del territorio para aumentar el conocimiento faunístico, y para conseguir recolectar las especies tanto en fases adultas como larvarias. Además, se han recopilado todas las citas de cada uno de los taxones y se ha realizado una lista con todas las sinonimias y combinaciones nomenclaturales actualmente no válidas para cada especie, ordenándolas alfabética y cronológicamente. Con toda la información obtenida, se ha creado una gran base de datos con 4201 registros, pertenecientes tanto a citas bibliográficas como a material recolectado y estudiado durante la Tesis Doctoral. Se han estudiado 4703 ejemplares, 974 de los cuales eran fases larvarias.

Morfología.

Se ha detallado la morfología general de los adultos y las larvas, destacando los caracteres taxonómicamente importantes, y estandarizando su nomenclatura en castellano. En los imagos, cabe destacar que las seis áreas alares han sido definidas como áreas costal, presectorial, radial, anal, cubital y apical. Se ha definido asimismo las setas sensoriales femorales y los espolones tibiales en la tibia de las patas, los pinceles pilosos de los machos en los segmentos abdominales VI y VII, los cercos en el extremo abdominal o los componentes de las genitales masculina y femenina.

En las larvas, se han definido, además de todos los caracteres morfológicos identificables a simple vista, ocho tipos de setas: coniformes, truncadas, tubulares, excavadoras, dolichaster, escumiformes, plumosas y filiformes.

Taxonomía y Sistemática.

Se ha determinado que están presentes 26 especies, repartidas en 15 géneros, y estos en seis tribus, y una especie nueva. Las tribus, géneros, y especies presentes son: Palparini con un solo género y dos especies (*Palpares libelluloides* (Linnaeus, 1764) y *P. hispanus* Hagen, 1860), Dendroleontini con un solo género y una sola especie (*Tricholeon relictus* Hölzel y Monserrat, 2002), Nemoleontini con 13 especies pertenecientes a siete géneros (*Nemoleon notatus* (Rambur, 1842), *Creoleon lugdunensis* (Villers, 1789), *C. aegyptiacus* (Rambur, 1842), *Macronemurus appendiculatus* (Latreille, 1807), *Distoleon tetragrammicus* (Fabricius, 1798), *D. annulatus* (Klug, 1834), *Neuroleon arenarius* (Navás, 1904), *N. egenus* (Navás, 1915), *N. nemausiensis* (Borkhausen, 1791), *N. ocreatus* (Navás, 1904), *N. distichus* (Navás, 1903), *Megistopus flavicornis* (Rosi, 1790), y *Gymnocnemia variegata* Schneider, 1845), Myrmecaelurini con un solo género y una sola especie (*Myrmecaelurus trigrammus* (Pallas, 1771)), Gepini con un solo género y una sola especie (*Solter liber* Navás, 1912, situada, por la mayoría de autores, antes de la realización de la Tesis Doctoral, dentro de la tribu Myrmecaelurini), Acanthaclisini con dos especies de dos géneros diferentes (*Acanthaclisis occitanica* (Villers, 1789) y *Synclisis baetica* (Rambur, 1842)), y Myrmeleontini con seis especies pertenecientes a dos géneros (*Myrmeleon formicarius* Linnaeus, 1767, *M. gerlindae* Hölzel, 1974, *M. hyalinus*

Olivier, 1811, *M. inconspicuus* Rambur, 1842, *M. almohadarum* Badano, Acevedo, Pantaleoni y Monserrat, 2016 y *Euroleon nostras* (Geoffroy en Fourcroy, 1785)). Se ha aportado una clave identificación ilustrada de los adultos, dando además para cada especie información sobre sus longitudes de envergadura alar de machos y hembras. Se han dado las fenologías y distribuciones altitudinales de cada especie. También se ha realizado un mapa de distribución actualizado y preciso, con coordenadas geográficas de 1x1 km² de todas las especies. Se ha descrito la especie nueva: *Myrmeleon almohadarum* Badano, Acevedo, Pantaleoni y Monserrat, 2016. En la descripción de esta nueva especie, se ha incluido la discusión y las notas comparativas frente a otras especies cercanas, y se ha aportado también un mapa de su distribución.

Se han registrado las sinonimias y combinaciones nomenclaturiales con las que se han citado las especies en el territorio íbero-baleárico. Asimismo, se ha descartado la presencia de siete especies que habían sido citadas en la Península Ibérica e Islas Baleares.

Estadios larvarios.

Se han conseguido determinar todos los géneros presentes en la Península Ibérica e Islas Baleares en sus estadios larvarios, consiguiéndose describir todas las especies presentes exceptuando dos, que no han podido ser halladas. Se ha aportado una clave de identificación tanto a nivel genérico como específico. Además, se ha realizado un estudio mediante microscopía electrónica para comparar la quetotaxia, describiendo los tipos de setas que se encuentran en las distintas regiones del cuerpo de cada especie. Se ha demostrado que el tipo de quetotaxia muestra diferencias claras entre géneros, siendo constante entre especies del mismo género. Se han dado los caracteres diagnósticos de cada género, uniendo la información obtenida en este estudio a lo que se había publicado previamente. También se han discutido las implicaciones que podría tener la información obtenida en la sistemática de la familia.

Se han estudiado las sensilas y otros tipos de estructuras tegumentarias que presentan las fases larvarias. Se han identificado ocho tipos de sensilas: celocónicas, placoideas, basicónicas, tricoideas tipo I, tricoideas tipo II y campaniformes. Se han localizado por primera vez estructuras porosas con función quimio-receptora en la base de sus mandíbulas.

Tanto las sensilas, como otros tipos de estructuras que se han observado a microscopía electrónica son constantes en todas las especies estudiadas de la familia. La excepción es la especie *Tricholeon relictus*, que presenta unas sensilas tricoideas tipo II entre las uñas tarsales de las patas metatorácicas que no se han localizado en ninguna otra especie.

Por primera vez se han citado sensilas placoideas en el tórax de las larvas, y por primera vez se ha estudiado el segmento abdominal X, identificándose en esta región sensilas celocónicas, basicónicas y campaniformes.

Se ha comprobado que los ciclos vitales de las especies de Acanthaclisini (*A. occitanica* y *S. baetica*) son los más largos de las especies estudiadas, ya que pasan, al menos, dos veranos en tercer estadio larvario. Esto hace que el ciclo completo de sus vidas sea de más de tres años.

Durante el estudio, se han obtenido cuatro especies de parasitoides, de las que se han podido identificar tres, y una de las cuales no había sido citada en la Península Ibérica e Islas Baleares hasta ahora: *Lasiochalcidia dargelassi* (Latreille, 1805).

Anatomía interna.

Para completar la investigación de las fases larvarias, se ha utilizado una técnica novedosa para estudiar la anatomía interna: la microtomografía computarizada de alta definición. Se ha empleado la especie *Synclisis baetica*, debido a su gran tamaño y a que es una especie que se recolecta fácilmente en su medio natural. También ha permitido obtener información de la morfología externa de estas larvas. Mediante esta técnica no invasiva, se han identificado los diferentes sistemas internos de las larvas, concluyendo que en general estaban bien definidos, exceptuando el sistema glandular que demostró ser más complejo de lo que se conocía, existiendo nada menos que cuatro tipos de estructuras glandulares en la región cefálica: la glándula dorsal, la glándula del veneno, las glándulas salivales y las estructuras glandulares laterales. Asimismo, los sistemas digestivo y excretor mostraron estar perfectamente adaptados a una vida sammófila, digiriendo externamente el alimento para ingerir solamente sustancias líquidas, y teniendo enormes tubos de Malpigio para aumentar la reabsorción de líquidos.

Este método del microCT mostró numerosas ventajas frente a los métodos tradicionales de disección, que también se llevaron a cabo para realizar una comparación. Algunas de estas ventajas son que al ser una técnica no invasiva el animal queda intacto, pudiéndose volver a conservar en alcohol y reutilizarse en otro tipo de estudios; y que se pueden volver a realizar estudios del escaneado el número de veces que se desee, obteniéndose imágenes o vídeos tanto en dos como en tres dimensiones. Además, el microCT mostró ser un método potencialmente eficaz para desarrollar estudios comparativos con distintas especies de Myrmeleontidae o del orden Neuroptera, y tratar de estimar las posibles diferencias o adaptaciones que pudieran haberse dado en la evolución de las larvas de estos grupos.

Filogenia.

Uniendo la información obtenida para las larvas y adultos, y secuenciando el gen citocromo-oxidasa I en algunas especies, se analizó filogenéticamente las distintas especies del territorio de estudio para tratar de comprobar si la sistemática a nivel de tribus estaba bien fundamentada. Se emplearon las especies íbero-baleáricas así como algunas especies no presentes en la zona, en estos casos utilizando las secuencias presentes en GeneBank. No solamente se utilizaron las secuencias moleculares del marcador COI, sino también los marcadores 16S, 18S y 28S. Para la información morfo-ecológica que se utilizó, se emplearon 28 caracteres, 13 de morfología de adultos, 13 de larvas, uno de la etología de larvas (fabricación de trampas de caída) y uno del tiempo de desarrollo del ciclo vital. A partir de los análisis moleculares, morfo-ecológicos, y combinados, se concluyó que todas las tribus parecen naturales, excepto la tribu Nemoleontini, que sería polifilética, y que la realización de trampas de caída en forma de cono en la arena se alcanzó, al menos, dos veces en la evolución de la familia. Además, la consideración de la subfamilia Palparinae no se sostendría con los datos moleculares utilizados, y la tribu Dendroleontini se recupera siempre alejada del resto de tribus de Myrmeleontinae, poniendo en duda su estatus como tribu de esta subfamilia.

Modelos potenciales de distribución.

Se analizó la distribución potencial de las especies de Myrmeleontidae en la Península Ibérica e Islas Baleares mediante MaxEnt. Se incluyeron los datos de presencias que se conocían con exactitud o se obtuvieron durante los muestreos (donde se tomaron las coordenadas exactas), y se realizó el modelado del nicho ecológico. Se pudieron analizar las especies con un número mínimo de diez presencias en diferentes puntos de la zona de estudio para evitar resultados sobreajustados; esto hizo que se modelizaran 20 de las 26 especies presentes. Una de las especies no analizadas, *M. almohadarum*, en realidad no se pudo estudiar debido a carecerse todavía de información precisa para las variables que pudieran explicar su hábitat idóneo, por estar recientemente descrita. Con los modelos obtenidos, se ha demostrado que diferentes variables influyen en la distribución de cada especie, por lo que, pese a que mayoritariamente las hormigas-león habitan en zonas cálidas, otras variables pueden influir, tanto relacionadas con la temperatura y las precipitaciones, como con la vegetación, la altitud o el tipo de litología. Se ha demostrado que existen algunas especies de zonas montañosas, como *Myrmeleon formicarius* y *Euroleon nostras* ambas de la tribu Myrmeleontini, especies generalistas como *Creoleon lugdunensis* y *Macronemurus appendiculatus*, o especies de zonas boscosas como *Distoleon tetragrammicus* de la tribu Nemoleontini. Por tanto, la distribución de las hormigas-león no se da solamente en zonas cálidas y xéricas, sino que es dependiente de un conjunto de variables de diferente tipo y difiere entre taxones. Se ha demostrado la eficacia del modelado con MaxEnt para este tipo de fauna. Además, la distribución potencial permite optimizar el esfuerzo de muestreo, puesto que nos da la idoneidad del territorio para la presencia de cada especie estudiada.

ABSTRACT

Introduction.

The family Myrmeleontidae, whose members are commonly known as antlions, belongs to the order Neuroptera, one of the most ancient orders of insects with complete metamorphosis (Endopterygota). This order shows a great variety of forms due to its antiquity, obscuring its optimal diagnosis. Within the neuropterans there are 17 extant families with approximately 6000 species. Recent phylogenetic studies have confirmed that the order is a monophyletic group. Neuroptera is divided in three well supported suborders: Nevrothiformia, Hemerobiiformia and Myrmeleontiformia, this last including Myrmeleontidae.

Within the great diversity of the order Neuroptera, Myrmeleontidae is the family that has reached a greater evolutionary success, probably due to the high specialization of its larval stages. The family originated at the Lower Cretaceous, and there are about 2000 extant species. Members of Myrmeleontidae are distributed in all continents except in Antarctica, generally showing higher species diversity in temperate, tropical or subtropical zones, and particularly in warm and xeric places with sandy soils or friable rocks.

The larvae of Myrmeleontidae were known as mythological animals since Antiquity, because larvae of some species make cone-shaped pit-fall traps. Because of this, studies of this family have historically focused on those pit-fall traps building species, although the majority of species do not make them.

As general characteristics of the family, shared with most other neuropteran families, the imagoes have a soft body, two large eyes and four wings, subequal in size, and usually narrow, not allowing them to fly great distances. The larvae are robust and campodeiforms and bear paired jaws and maxillae, coupled forming two very elongated and curved pieces that protrude notably from the head. The pupae are dectious and exarate, and their mouthparts have a great development.

The systematics of Myrmeleontidae is complex, and a considerable variety of subfamilies, tribes and subtribes have been established since the end of the nineteenth century. However, the status of most of them remains uncertain and no consensus has been reached on their integrity. None of the extant subfamilies was erected based on phylogenetic studies, so the debate as to the most optimal classification of the family continues. At present, most authors consider three extant subfamilies: Stilbopteryginae, Palparinae and Myrmeleontinae. The separation of these groups, as well as the classification of tribes, especially those poorly defined or poor in species, has been commonly performed using characters from the adults. However, the importance of the morphology and biology of the larval stages, has already been highlighted in numerous studies, which indicate that they might be important in order to establish a more natural classification of the family.

The subfamily Stilbopteryginae is restricted to Australia, and includes only two genera: *Stilbopteryx* Newman, 1838 and *Aeropteryx* Riek, 1968. This group shows the best established status of the entire Myrmeleontidae family.

Palparinae is a subfamily with four tribes named Palparidiini Markl, 1954, Palparini Banks, 1911, Pseudodimarini Markl, 1954 and Dimarini Navás, 1914. They are absent in Australia and South America, but found predominantly in tropical areas of Africa. The status of the subfamily Palparinae is controversial. Some authors consider it a plesiomorphic group, others a highly derived lineage within the family, and other authors consider this group as a part of the subfamily Myrmeleontinae. The Palparini tribe, the largest within this subfamily, has some larvae that are considered among the most efficient edaphic predators within insects.

The subfamily Myrmeleontinae is the most numerous. Its members are distributed throughout the world except for colder areas, in spite of some groups are much more restricted geographically. Within this subfamily, the number of tribes varies according to authors. In this thesis, eleven tribes are considered: Maulini Markl, 1954, Dendroleontini Banks, 1899, Nemoleontini Banks, 1911, Brachynemurini Banks, 1927, Gnopholeontini Stange, 1994, Lemolemini Stange, 1994, Myrmecaelurini Esben-Petersen, 1919, Gepini Markl, 1954, Nesoleontini Markl, 1954, Myrmeleontini Latreille, 1802 and Acanthaclisini Navás, 1912. Only Myrmeleontinae has larvae that produce cone-shaped pit-fall traps (predominantly Myrmeleontini, with some other records), and biological studies tend to focus on them although they only represent a small proportion of the family. The Myrmeleontini tribe is the most successful group of antlions. Some of the tribes of Myrmeleontinae, such as Dendroleontini or Acanthaclisini, are considered subfamilies by some authors. The validity of others, in turn, is questioned by many authors, such as Nemoleontini.

Therefore, as observed in the subfamilies Palparinae and Myrmeleontinae, the need for phylogenetic studies that clarify the status of many of the groups considered is clear.

Antlions have life cycles of almost three years, spending more than two and a half years as larvae. In general, adults live from about two weeks to something more than a month. There are exceptions, such as the subfamily Stilbopteryginae whose life cycle spans during six years. The antlion larvae pass through three instars, in which the third one is the longest. At the end of this stage, they make a rounded cocoon where the pupation takes place. The pupa breaks the cocoon, and once out of this the metamorphosis to adult occurs.

Sexual communication depends on pheromones. The males perform courtship, and emit a series of volatile compounds to attract females. Then, during intercourse, they join the ends of the abdomens, and are held subject to vegetation by their legs. Sperm transmission is by spermatophores. Females can lay eggs on the soil surface or buried under the substrate. Interestingly, eggs have two identical micropiles.

Generally, adults of Myrmeleontidae are of twilight or nocturnal activity, although there are also diurnal species. They are usually predators, despite some exceptions have been registered.

Antlion larvae are always predators, and they can survive for many months without eating. In general it seems that the evolutionary tendency has been to move from trees (like many neuropteran larvae) to hollows and caves, and finally to reach the edaphic medium, reaching the great evolutionary success as psammophilous predators. The importance of larval stages has been emphasized since the 19th century,

and yet there is not much information on most species. Not too many larvae have been described taking into account the large number of species in the family.

The great amount of information that exists about the larval stages is centered on the species that construct pit-fall traps. It is known that its dispersion and local distribution is influenced by the type of substrate and bioclimatic conditions. Also the mechanisms involved in the construction of these cone-shaped pit-fall traps, the mechanisms of preys capture, etc. are known. To apply the knowledge of these pit-fall traps constructors larvae to the rest of taxa of the family is currently one of greatest objectives.

As for the information about myrmeleontid species in the Iberian Peninsula and Balearic Islands, the old works of M. P. Rambur, F. Walker, H. A. Hagen, etc., and later the contributions of L. Navás until the first third of the 20th century, have to be highlighted. In the last third of the 20th century and the first part of the 21st century, the work of V. J. Monserrat is especially noteworthy. However, only less than 60% of the territory is considered as well sampled and well-known areas in its neuropterological fauna, so the sampling effort should be maintained or amplify in order to further increase information on the family Myrmeleontidae in the studied area.

Objectives.

The main objective of this Thesis was to increase the knowledge of the family Myrmeleontidae, integrating the disciplines of taxonomy, distribution, morphology, larval stages, biology, phylogeny and ecology, on species from the Iberian Peninsula and Balearic Islands, in order to provide new information applicable to the whole family. The specific objectives are summarized as follows:

- To collect all existing information from the family in the IBERIAN Peninsula and Balearic Islands, both bibliographical and examined material.
- To establish a standardize an adequate terminology in Spanish of the morphological characters of the imagoes and larvae of Myrmeleontidae.
- To identify and list the species in the Iberian Peninsula and Balearic Islands, providing an updated identification key and collecting all information on each species.
- To describe the larval stages of the Iberian-Balearic species of Myrmeleontidae, providing an identification key.
- To establish the type of setae, *sensilla* and other possible tegumentary structures present in the Iberian-Balearic larvae of Myrmeleontidae.
- To apply the novel microCT technique to study the external morphology and internal anatomy of Myrmeleontidae larvae.
- Contribute to perform a phylogeny of Myrmeleontidae using morphological characters and molecular information based mainly on the species present in the Iberian Peninsula and the Balearic Islands, and try to clarify the status and systematic position of some tribes.
- To model the potential ecological niche of the different species of Myrmeleontidae in the Iberian Peninsula and Balearic Islands using bioclimatic, altitudinal, lithological and vegetation cover variables.

Main contributions.

The study has been carried out in the Iberian Peninsula and Balearic Islands. Different areas of the territory have been sampled to increase faunistic knowledge, and to be able to collect adult and larval specimens. In addition, all citations of each of the taxa have been compiled and a list with all synonyms and actually invalid nomenclatural combinations for each species have been compiled, alphabetically and chronologically. With all the information obtained, a large database was created with 4201 records, including both data from literature and newly collected/ studied material during the Doctoral Thesis. 4703 specimens have been studied, 974 of which were larval stages.

Morphology.

The general morphology of adults and larvae has been described in detail, highlighting the taxonomically importance of certain characters, and standardizing their nomenclature in Spanish. In the imagoes, it should be noted that the six wing areas have been defined as costal, presectorial, radial, anal, cubital and apical areas. Femoral sensorial hairs and tibial spurs have also been defined in the legs, hair pencils of males in the abdominal segments VI and VII, cercus in the abdominal extremity, or the components of male and female *genitalia*.

In larval stages, in addition to all morphological characters identifiable with a stereomicroscope, eight types of setae have been defined using SEM studies: cone-shaped setae, truncated setae, tubular setae, digging setae, scale-like setae, dolichaster, filiform setae and plumose hairs.

Taxonomy and Systematics.

26 species from Iberian Peninsula and Balearic Islands are considered to be present, distributed in 15 genera belonging to six tribes, and a new species. The present tribes, genera and species are: Palparini with a single genus and two species (*Palpares libelluloides* (Linnaeus, 1764) and *P. hispanus* Hagen, 1860), Dendroleontini with a single genus and a single species (*Tricholeon relictus* Hölzel and Monserrat, 2002), Nemoleontini with 13 species belonging to seven genera (*Nemoleon notatus* (Rambur, 1842), *Creoleon lugdunensis* (Villers, 1789), *C. aegyptiacus* (Rambur, 1842), *Macronemurus appendiculatus* (Latreille, 1807), *Distoleon tetragrammicus* (Fabricius, 1798), *D. annulatus* (Klug, 1834), *Neuroleon arenarius* (Navás, 1904), *N. egenus* (Navás, 1915), *N. nemausiensis* (Borkhausen, 1791), *N. ocreatus* (Navás, 1904), *N. distichus* (Navás, 1903), *Megistopus flavicornis* (Rosi, 1790), and *Gymnocnemia variegata* Schneider, 1845), Myrmecaelurini with a single genus and a single species (*Myrmecaelurus trigrammus* (Pallas, 1771)), Gepini with a single genus and a single species (*Solter liber* Navás, 1912, considered by the majority of authors before this Doctoral Thesis within the Myrmecaelurini tribe), Acanthaclisini with two species of two different genera (*Acanthaclisis occitanica* (Villers, 1789) and *Synclisis baetica* (Rambur, 1842), and Myrmeleontini with six species belonging to two genera (*Myrmeleon formicarius* Linnaeus, 1767, *M. gerlindae* Hölzel, 1974, *M. hyalinus* Olivier, 1811, *M. inconspicuus* Rambur, 1842, *M. almohadarum* sp. Nov and *Euroleon nostras* (Geoffroy in Fourcroy, 1785)). An illustrated identification key of the adults has been provided, giving for each species information about the wingspan lengths of males and females. The phenologies and altitudinal distributions of each species has been compiled. An accurate and updated distribution map has also been made, with geographical coordinates of 1x1 km² of all species. A new species has been described:

Myrmeleon almohadarum Badano, Acevedo, Pantaleoni y Monserrat, 2016. In the description of this new species, the discussion and the comparative notes with other similar species have been included, and a map of their distribution has been provided.

The synonymies and nomenclatural combinations with which the species have been cited in the Iberian-Balearic territory have been recorded. The presence of seven species erroneously reported for the Iberian Peninsula and Balearic Islands has been ruled out.

Larval stages.

The larval stages of all genera present in the Iberian Peninsula and Balearic Islands have been described, accounting for 24 out of the 26 species recorded in the area. An identification key has been provided at both generic and specific levels. In addition, a SEM study was carried out in order to describe the types of setae found in the different regions of the body. This study also showed genus patterns in the distribution and density of setae. The diagnostic larval characters for each genus have been given, and added to the information previously published. The possible Systematics implications of this information have been discussed.

The *sensilla* and other kinds of larval tegumentary structures have been studied. Eight types of *sensilla* have been identified: *sensilla coeloconica*, *sensilla placoidea*, *sensilla basiconica*, *sensilla trichodea* type I, *sensilla trichodea* type II and campaniform *sensilla*. For the first time, porous structures with chemo-receptor function have been identified at the base of the jaws.

Both *sensilla* and other types of structures that have been observed with SEM were constant in all studied species of the family. The exception was the species *Tricholeon relictus*, which presents a *sensilla trichodea* type II between the tarsal claws of the metathoracic legs that have not been seen in any other species.

For the first time, *sensilla placoidea* have been mentioned in the thorax of the larvae, and for the first time the abdominal segment X has been studied, identifying in this region *sensilla coeloconica*, *sensilla basiconica* and campaniform *sensilla*.

It has been found that the life cycles of Acanthaclisini species (*A. occitanica* and *S. baetica*) are the longest of the species studied, since they spend at least two summers in the third larval stage. This makes the whole cycle of their lives more than three years.

During the study, four species of parasitoids have been obtained, of which three have been identified, one of which has not been registered in the Iberian Peninsula and the Balearic Islands until now: *Lasiochalcidia dargelassi* (Latreille, 1805).

Internal morphology.

To complete the investigation of the larval stages, a new technique has been used to study the internal anatomy: high definition computerized microtomography (microCT). The species *Synclisis baetica* has been chosen due to its large size, and because it is an easily collected species in its natural environment. MicroCT also yields information on the external morphology of these larvae. By means of this noninvasive technique, the different internal systems of the larvae have been identified, concluding

that in general they were well defined in previous studies, except for the glandular system that it has proved to be more complex than was known. There are, at least, three types of glandular structures in the cephalic region: the dorsal gland, venom gland, salivary glands and lateral glandular structures. Likewise, the digestive and excretory systems showed a high degree of adaptation to a psammophilic life, they digest the food externally to ingest only liquid substances, and they have large Malpighian tubes to increase the reabsorption of liquids.

This method showed numerous advantages over traditional dissection methods, which were also carried out for comparison purposes. Some of these advantages are that it is a non-invasive technique in which the animal remains intact, being able to be re-conserved in alcohol and reused in other types of studies; and that scanning studies can be repeated as many times as desired, obtaining images or videos in two or three dimensions. In addition, microCT was shown to be a potentially effective method to develop comparative studies with different species of Myrmeleontidae or Neuroptera, and to try to estimate possible differences or adaptations that might have occurred in the evolution of the larvae of these groups.

Phylogeny.

The phylogenetic analyses included both Iberian species as well as some species not present in the area (using GenBank sequences). The goal of the analyses was to investigate the monophyly of the proposed tribes of the Myrmeleontidae, in order to improve the classification of the family. Each species represented by both adult and larval morphological data, as well as molecular data. Morphological and ecological data included 28 characters: 13 from the adults, 13 from the larvae, one from larvae ethology (construction of pit-fall traps) and one from the span of development. Molecular partitions included newly produced sequences of the COI marker, as well as sequences from the markers 16S, 18S and 28S when available in GeneBank. Molecular, morph-ecological, and combined analyzes recovered all tribes as monophyletic groups, except the Nemoleontini, which was polyphyletic. The results also highlights that cone-shaped pit-fall traps constructions must have appeared more than once in the evolutionary history of the family. In addition, consideration of the subfamily Palparinae was not supported by the molecular data used, and the Dendroleontini tribe recovery position questioning their status as a tribe of the subfamily Myrmeleontinae.

Potential distribution models.

The potential distribution of myrmeleontid species in the Iberian Peninsula and Balearic Islands was analyzed using the software MaxEnt. Accurate presence data obtained from the literature or new field surveys (in which exact coordinates were taken) were used for ecological niche modeling. Ten occurrence points were the minimum requirement to successfully perform the analyses, and these presence data had to be enough separated to avoid over-adjusted results. The distribution of 20 of the 26 species has been successfully modeled. One of the species not analyzed, *M. almohadarum* sp. nov., could not actually be studied due to the lack of accurate information for the variables that explain their ideal habitat, because it has been recently described. Models showed that, despite occurring mostly in warm and xeric regions, temperature is not the only variable determining the distribution of different myrmeleontid species, showing that precipitation, vegetation cover, altitude and the

type of lithology were also important. Some species prefer mountainous areas such as *Myrmeleon formicarius* and *Euroleon nostras*, both of the Myrmeleontini tribe. Other species have ubiquitous distribution such as *Creoleon lugdunensis* and *Macronemurus appendiculatus*, both of Nemoleontini tribe, and there are even species that prefer woody habitats such as *Distoleon tetragrammicus* from the Nemoleontini tribe. Therefore, the distribution of antlions occurs not only in warm and xeric zones, but depends on a set of variables of different type and differs between taxa. The efficacy of modeling with MaxEnt for this type of fauna has been showed. In addition, the potential distribution allows to optimize the sampling effort, since it gives us the suitability of the territory for the presence of each species studied.

I. INTRODUCCIÓN

Los insectos, atendiendo a la Sistemática actual, son una clase dentro del filo de los artrópodos y de la superclase de los hexápodos (Misof *et al.*, 2014; Nicholson *et al.*, 2014). Su origen, según estimaciones, puede datar del Ordovícico (hace c. 480 m. a.), y el primer insecto conocido y considerado como tal tiene una antigüedad de 396-407 m. a. (Grimaldi y Engel, 2005; Misof *et al.*, 2014). Dentro de los insectos, dos pasos evolutivos marcaron el gran éxito que han alcanzado: 1) la adquisición de las alas, completamente formadas en el Devónico (hace c. 400 m. a.), que les capacitaron para el vuelo, y les permitieron su gran radiación en el Carbonífero (hace c. 356-299 m. a.) por conseguir tener en exclusiva durante mucho tiempo dentro del Reino Animal la capacidad de volar y así colonizar hábitats nuevos; y 2) el desarrollo con la metamorfosis completa; pasar por tres estadios muy diferentes: larva, pupa e imago, pudiendo especializarse las diferentes fases del desarrollo independientemente, y no competir por los mismos recursos ni estar condicionados por otras fases del ciclo biológico, representó un gran hito en su evolución (Rasnitsyn y Quicke, 2002; Engel y Grimaldi, 2004; Grimaldi y Engel, 2005; Resh y Cardé, 2009; Wiegmann *et al.*, 2009; Misof *et al.*, 2014; Nicholson *et al.*, 2014; etc.). A los insectos con metamorfosis completa se les denomina Endopterygota, y son el grupo con mayor número de especies. Los insectos Endopterygota comenzaron su radiación hace 299-252 m. a., durante el Pérmico, y entre los órdenes de insectos actuales que fueron los primeros en conseguir la metamorfosis completa se encuentran los Megaloptera, Raphidioptera, Neuroptera, Mecoptera y Coleoptera (Wheeler *et al.*, 2001; Rasnitsyn y Quicke, 2002; Grimaldi y Engel, 2005; Beutel y Pohl, 2006; Resh y Cardé, 2009; Ribera y Beutel, 2012a; Misof *et al.*, 2014; Nicholson *et al.*, 2014; Monserrat, 2015; etc.).

I.1. Contexto zoológico: orden Neuroptera.

El orden Neuroptera, debido a su antiguo registro fósil y la estructura general del cuerpo de larvas y adultos, es considerado como uno de los más antiguos entre los Endopterygota (Grimaldi y Engel, 2005; Misof *et al.*, 2014). A pesar de que los datos fósiles de neurópteros suelen ser fragmentados, limitándose generalmente a fracciones de las alas, y siendo de difícil interpretación taxonómica, sugieren que su origen podría datar del Pérmico, hace aproximadamente 276 millones de años (Achtelig, 1980; Schlüter, 1986; Grimaldi y Engel, 2005). Además, los últimos estudios realizados mediante relojes moleculares coinciden con este período (Misof *et al.*, 2014). El orden se diversificó notablemente en el Mesozoico (Fig. III) (Achtelig, 1980; Schlüter, 1986; Grimaldi y Engel, 2005; Oswald, 2016).

Su gran antigüedad ha producido una enorme diversificación, siendo uno de los grupos de insectos más heterogéneo y diverso en su morfología, su comportamiento y su biología, tanto en sus fases juveniles como en sus imagos. La aparición de otros grupos de insectos endopterigotas más evolucionados, indujo a los neurópteros a desarrollar especializaciones y adaptaciones sorprendentes, enfocadas en muchas ocasiones a obtener recursos menos, poco o nada explotados, donde encuentren una menor competencia frente a otros insectos (New, 1986; Wiegmann *et al.*, 2009; Monserrat, 2015). A pesar de que actualmente es un orden relativamente pequeño, probablemente su diversidad es menor de lo que lo fue en el pasado (Grimaldi y Engel,

2005). En la actualidad, está distribuido prácticamente por todo el mundo, excluyendo la Antártida, y sus miembros se encuentran en una gran variedad de hábitats (Aspöck *et al.*, 1980, 2001a; New, 1986, 1989; Oswald, 2016).

El orden comprende unas 6.000 especies distribuidas entre 17 familias actuales, que se clasifican en tres subórdenes más o menos bien soportados (Aspöck, 2002; Aspöck y Aspöck, 2008; Aspöck *et al.*, 2012; Winterton, 2003; Haring y Aspöck, 2004; Winterton *et al.*, 2010; Badano *et al.*, 2016a). Estas son las familias de las que se compone Neuroptera y, según Oswald (2016), su número estimado de especies:

Orden Neuroptera (= Planipennia)

Suborden Nevrothiformia (= Neurorthiformia)

Familia Nevrothidae (= Neurorthidae) (13 especies)

Suborden Hemerobiiformia

Familia Ithonidae (32 especies)

Familia Polystoechotidae (4 especies)

Familia Chrysopidae (más de 1200 especies)

Familia Osmylidae (160 especies)

Familia Hemerobiidae (unas 550 especies)

Familia Coniopterygidae (unas 450 especies)

Familia Sisyridae (50 especies)

Familia Dilaridae (50 especies)

Familia Mantispidae (unas 400 especies)

Familia Berothidae (115 especies)

Suborden Myrmeleontiformia

Familia Psychopsidae (26 especies)

Familia Nemopteridae (50 especies)

Familia Crocidae (50 especies)

Familia Nymphidae (35 especies)

Familia Myrmeleontidae (más de 2000 especies)

Familia Ascalaphidae (400 especies)

El término Neuroptera está formado por dos palabras griegas: ‘neuron’, que significa nervio; y ‘pteron’, que significa ala. Hace referencia a la disposición en forma de red de las venas de las alas (New, 1989; Grimaldi y Engel, 2005; Pantaleoni, 2010).

Originariamente, dentro del concepto linneano de Neuroptera, numerosos grupos de insectos estaban incluidos. Entre ellos se encontraban tres órdenes que durante mucho tiempo constituyeron los Neuropterida (Handlirsch, 1908), y que actualmente son considerados órdenes independientes: Megaloptera, Raphidioptera y Neuroptera. De hecho, ya desde Linnaeus (1758), los Neuroptera se fueron desglosando en diferentes órdenes, y estos en las familias actualmente reconocidas (aunque algunas aún tardarían en constituirse: Osmylidae, Sisyridae, Nevrothidae, etc.), conforme se realizaban los primeros intentos en organizar su taxonomía y su sistemática (Poda, 1761; Pallas, 1772; Scopoli, 1763; Fabricius, 1775, 1777, 1778, 1781, 1793, 1798; De Geer, 1778, 1783; Schrank von Paula, 1781; Rossi, 1790; Olivier, 1792; Rambur, 1842; Brauer, 1855; Brauer y Löw, 1857, etc.). Tanto el concepto linneano de los Neuropteroidea como su evolución fueron analizados especialmente en Krüger (1915), Tjeder (1952) y Pantaleoni (2010).

La monofilia del orden Neuroptera ya no es puesta en duda, y evidencias morfológicas y moleculares de estudios recientes indican que el orden es grupo hermano de los órdenes Raphidioptera y Megaloptera, y estando cercanamente

emparentado con Strepsiptera y Coleoptera (Wheeler *et al.*, 2001; Wiegmann *et al.*, 2009; Misof *et al.*, 2014). Los mayores estudios filogenéticos del orden incluyen los trabajos de Aspöck *et al.* (2001b), Haring y Aspöck (2004), Winterton (2003) y Winterton *et al.* (2010).



Figura I. Adultos de las familias de Neuroptera pertenecientes a Hemerobiiformia y Nevrothiformia presentes en la fauna ibero-baleárica. A: Dilaridae; B: Sisyridae; C: Osmylidae; D-E: Hemerobiidae; F-G: Chrysopidae; I: Berothidae; J-K: Coniopterygidae; L: Mantispididae; M: Nevrothidae. Fotos: A, D-L: Francisco Rodríguez; B: Jorge Almeida, (<http://www.flickr.com/photos/superegnum/>); C: E. Gil Alcubilla; M: F. Acevedo.

La gran diversidad de formas en Neuroptera, con muchas de las familias que superficialmente parecen muy diferentes unas de otras, y presentan en muchos casos apomorfias individuales importantes, hacen que la diagnosis del orden sea compleja (Tjeder, 1970; Acker, 1960; Adams, 1969; Aspöck *et al.*, 1980, 2012; Aspöck, 2002; Aspöck y Aspöck, 2008). Morfológicamente, y dentro de su gran heterogeneidad, los adultos poseen normalmente el cuerpo blando, con cuatro alas membranosas similares en tamaño, estructura y venación, que se disponen en tejadillo cuando el animal está en reposo; la cabeza es ortognata; poseen piezas bucales completas de tipo masticador; tienen ojos laterales compuestos y grandes (Fig. I); el abdomen presenta diez segmentos, con ocho espiráculos respiratorios; y en los machos la genitalia es terminal,

en ocasiones muy compleja, y la nomenclatura de sus piezas varía según familias y/o autores (New, 1989; Stange, 1994, 2004; Aspöck, 2002; Aspöck y Aspöck, 2008).

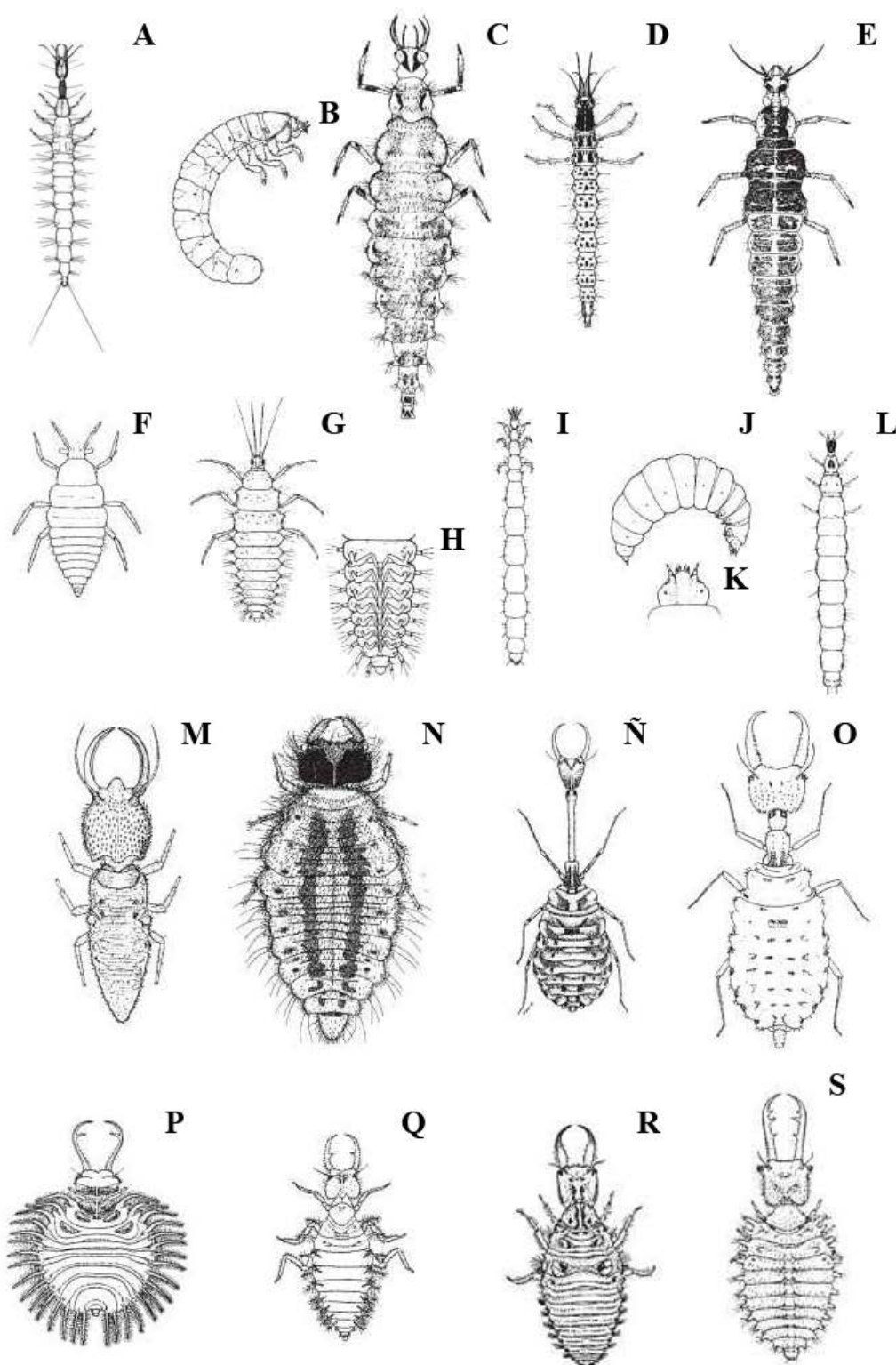


Figura II. Esquema de las larvas de diferentes familias de Neuroptera. A: Nevorthidae; B: Ithonidae; C: Chrysopidae; D: Osmyliidae; E: Hemerobiidae; F: Coniopterygidae; G-H: Sisyridae; I: Dilaridae; J-K: Mantispidae; L: Berothidae; M: Psychopsidae; N: Nemopteridae; Ñ-O: Crocidae; P-Q: Nymphidae; R: Myrmeleontidae; S: Ascalaphidae. A-B, D, F-H, J-L, M, O-S según New, 1991; C: según Tauber, 1974; E: según Tauber y Krakauer, 1997; I: según Tauber, 1991; N-Ñ: según Mansell, 1996b; adaptado de Resh y Cardé (2009).

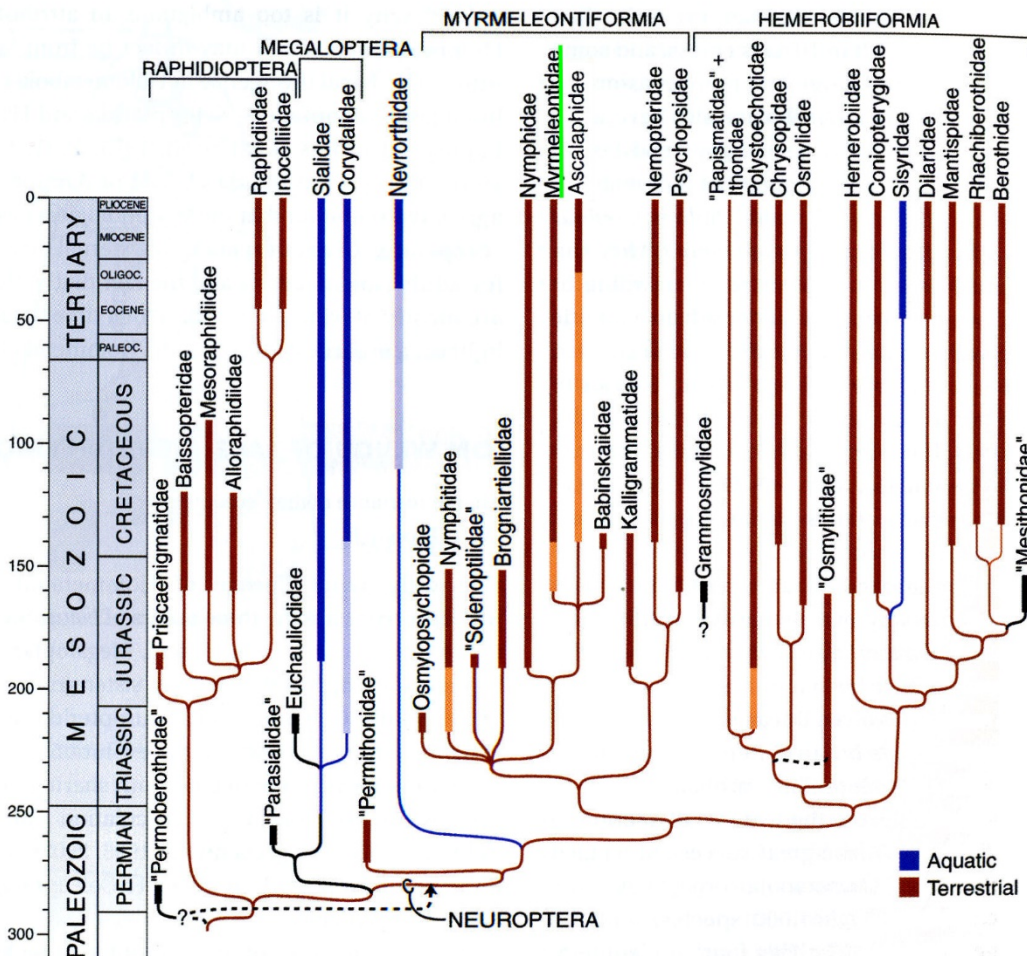


Figura III. Relaciones filogenéticas entre los órdenes Raphidioptera, Megaloptera y Neuroptera, y entre las familias existentes y extintas de estos órdenes. Según Grimaldi y Engel (2005), adaptado de Aspöck *et al.* (2001b).

Los huevos de neurópteros son colocados en grupos o individualmente, y son depositados en la superficie de las hojas o ramas, enterrados, etc. Son muy diversos, tanto en tamaño como en forma. Pueden poseer uno o dos micrópilos, y la superficie del corion puede ser más bien lisa o estar notablemente ornamentada (Hinton, 1981; Gepp, 1990; Shields y Pupedis, 1997; Popov, 2002; Satar *et al.*, 2006, 2007; Suludere *et al.*, 2006, 2009; etc.). Algunos grupos, como la familia de las crisopas o los mantispidos, los colocan al extremo de un filamento se seda que se endurece tras ser segregado, quedando el huevo al final de un pedúnculo y manteniéndose así protegido frente a posibles depredadores (Mazzini, 1976; Hinton, 1981; Gepp, 1990). Algunas especies de la familia Ascalaphidae, alrededor de los huevos fértiles, ponen una serie de huevos abortivos más pequeños, que se denominan repágula, cuya función es disuadir a posibles depredadores así como servir de alimento a las larvas recién eclosionadas (Henry, 1972; 1978a; Hinton, 1981; Tauber, 1991; Cutler, 1993; Candan *et al.*, 2005).

Por su parte, las larvas de Neuroptera poseen unas piezas bucales únicas, en las que las maxilas y las mandíbulas forman un tubo suctor (Fig. II) (Tauber, 1991; Oswald, 1993; Monserrat y Martínez, 1995; Monserrat, 1996; Grimaldi y Engel, 2005; Díaz-Aranda y Monserrat, 1995; Díaz-Aranda *et al.*, 2001; Gepp, 2010; Monserrat y Díaz-Aranda, 2012; etc.). Otras sinapomorfias de estos estadios son que el mesodeo y

proctodeo no están conectados; y que la mayoría de tubos de Malpigio son en forma de criptonefridios en las formas terrestres (más raramente en taxones acuáticos) (Gaumont, 1976; New, 1989). Además, la cabeza es prognata, y los ojos consisten en grupos de hasta siete estemas. En las patas, las larvas de algunos grupos del suborden Hemerobiiformia poseen empodio, que es un tubo esclerotizado con el extremo cóncavo, situado en el extremo del tarso entre las uñas, cuya función es adherirse a la superficie donde habitan (New, 1989; Tauber, 1991; Oswald, 1993; Oswald y Tauber, 2001). El abdomen de estos estadios presenta diez segmentos, y poseen ocho espiráculos respiratorios abdominales (New, 1989; Tauber, 1991; Oswald, 1993; Monserrat y Martínez, 1995; Monserrat, 1996; Oswald y Tauber, 2001; Díaz-Aranda *et al.*, 2001; Gepp, 2010; Monserrat y Díaz-Aranda, 2012; etc.).

Las pupas son exaradas y décticas, tienen las mandíbulas, las patas y las pterotecas libres respecto al cuerpo, y el abdomen es móvil; como resultado la pupa posee locomoción por sí misma, aunque limitada (Piotrowski, 1969; Greve, 1974; Hoffman y Brushwein, 1992). Utilizan las mandíbulas para romper el capullo durante la emergencia. La pupa de todos los neurópteros se forma invariablemente dentro de un capullo (Piotrowski, 1969; Greve, 1974; Hoffman y Brushwein, 1992). Éste, está formado por la seda segregada en los tubos de Malpigio, y tiene forma redondeada y/o ligeramente ovoide, a veces aplanada. La pupa abandona el capullo antes de mudar (Piotrowski, 1969; Greve, 1974; New, 1989; Hoffman y Brushwein, 1992).

Debido a que tanto las larvas como las pupas carecen de conexión entre el proctodeo y mesodeo, no pueden expulsar las heces. Solamente después de la emergencia del adulto, durante el cual el intestino medio y el posterior quedan conectados, el adulto emergente expulsa las heces en forma de meconio, que puede llegar a ser muy grande. Tras la emergencia del imago, extienden las alas durante cierto tiempo para endurecerlas (New, 1986; 1989; Aspöck y Aspöck, 2003).

Los neurópteros son insectos dioicos. La comunicación entre sexos suele darse mediante feromonas, aunque algunas especies se comunican mediante órganos estriduladores de las alas o el abdomen, o movimientos del abdomen que realiza la hembra para atraer al macho, siempre en distancias cortas (por ejemplo Chrysopidae) (Henry, 1984; New, 1989; Bergström *et al.*, 1992; Bergström, 2008).

Los adultos son depredadores, generalmente de pequeños insectos con la cutícula no muy esclerotizada, o se alimentan de exudados de plantas, polen o néctar (Stelzl y Gepp, 1990; Stelzl, 1992; Devetak, 1996, 1997; Krenn *et al.*, 2008; Devetak y Klokočovník, 2016).

Las larvas pasan por tres estadios larvarios en la gran mayoría de los casos. Son de vida libre, normalmente muy activas. Viven en una gran variedad de hábitats, pueden ser terrestres o acuáticas, y se alimentan de una gran diversidad de presas (Gaumont, 1976; New, 1986, 1989; Monserrat y Martínez, 1995; Monserrat, 1996; Díaz-Aranda y Monserrat, 1995; Díaz-Aranda *et al.*, 2001; Monserrat y Díaz-Aranda, 2012; etc.). Prácticamente todas las larvas de neurópteros son depredadoras. Las larvas atrapan a las presas con sus mandíbulas, succionando el contenido de su cavidad corporal (Killington, 1936; Grinfeld, 1959; Popov, 1967, 1973, 2002; Villenave *et al.*, 2005). Todas las larvas de este orden, a excepción de los sisíridos, producen veneno que inyectan a sus presas. De esta forma, disuelven los tejidos de los animales que depredan, y absorben el fluido resultante, evitando en todo momento el contacto del

alimento y el sustrato que pudiera producir la ingestión de material sólido del ambiente (Gaumont, 1965, 1976; New, 1989).

Algunas familias de neurópteros son de gran importancia económica por el uso en control biológico de plagas, como Chrysopidae, Hemerobiidae, y Coniopterygidae (Canard *et al.*, 1984; Principi y Canard, 1984; Brooks y Barnard, 1990; McEwen *et al.*, 2001; Díaz-Aranda *et al.*, 2001; etc.). También, están siendo objeto de investigación en numerosos campos, destacando el de la visión ultravioleta de los ojos compuestos de Chrysopidae, Mantispidae o Ascalaphidae, que parece ser idónea para el estudio de este tipo de fenómeno (Kral, 2002, 2013; Kral *et al.*, 1990, 1998, 2000; Fischer *et al.*, 2006, etc.).

I.2. Suborden Myrmeleontiformia: características y familias.

A pesar de que los miembros constituyentes de Myrmeleontiformia han cambiado a lo largo de los años, este suborden ha sido casi siempre reconocido como un grupo válido. Actualmente, está compuesto por seis familias: Psychopsidae, Nemopteridae, Crocidae, Nymphidae, Myrmeleontidae, y Ascalaphidae, que forman un grupo bien definido reconocido como monofilético en todos los estudios recientes (Aspöck *et al.*, 2001b; Winterton, 2003; Haring y Aspöck, 2004; Winterton *et al.*, 2010; Zimmermann *et al.*, 2011; Yang *et al.*, 2014; Randolph *et al.*, 2014; Badano *et al.*, 2016a). En comparación a Hemerobiiformia, las familias de Myrmeleontiformia son relativamente homogéneas (Fig. IV). Aunque los adultos son morfológicamente diversos y no tienen sinapomorfias claramente definidas, las larvas de las seis familias comparten muchas características morfológicas y biológicas (Beutel *et al.*, 2010; Badano *et al.*, 2016a). Los caracteres que las definen se encuentran en la cápsula cefálica de los estadios larvarios, con un tentorio muy esclerotizado y el premento modificado, pareciendo un segmento del palpo labial; y en la genitalia de los adultos (MacLeod, 1964; Aspöck *et al.*, 2008; Zimmermann *et al.*, 2011; Badano *et al.*, 2016a).

Dentro de los Myrmeleontiformia, Nymphidae, Myrmeleontidae y Ascalaphidae parecen estar estrechamente relacionados y ser grupos hermanos (Fig. III) (Aspöck *et al.*, 2001b; Winterton, 2003; Haring y Aspöck, 2004; Winterton *et al.*, 2010; Zimmermann *et al.*, 2011; Yang *et al.*, 2014; Randolph *et al.*, 2014; Badano *et al.*, 2016a). De hecho, probablemente no existe un criterio absoluto para separar los mirmeleóntidos de los ascaláfidos, ni en larvas ni en adultos, porque la mayoría de rasgos diferenciales tanto de larvas como de adultos son compartidos por algunos miembros de la otra familia (por ejemplo la subfamilia Stilboteryginae, actualmente considerada dentro de Myrmeleontidae pero que históricamente ha formado parte de Ascalaphidae, o se ha considerado una familia independiente). Sin embargo, en la mayoría de especies de Myrmeleontidae o Ascalaphidae de todo el mundo, tanto adultos como larvas presentan el conjunto de caracteres que son típicos de una familia o de la otra, y parece prudente retener ambas familias hasta que un profundo análisis cladístico sea realizado (New, 1989; Winterton, 2003; Haring y Aspöck, 2004; Winterton *et al.*, 2010; Zimmermann *et al.*, 2011; Yang *et al.*, 2014; Randolph *et al.*, 2014; Badano *et al.*, 2016a). En la actualidad, se continua la discusión sobre si la familia Psychopsidae es el grupo basal de Myrmeleontiformia o presenta una relación de grupo hermano con Nemopteridae y Crocidae (MacLeod, 1964; Henry, 1978b; Mansell, 1992c; Badano *et al.*, 2016a). Nuevos estudios detallados de estas familias

son necesarios para resolver esta cuestión (Aspöck *et al.*, 2012; Aspöck *et al.*, 2001b; Winterton, 2003; Haring y Aspöck, 2004; Winterton *et al.*, 2010; Zimmermann *et al.*, 2011; Yang *et al.*, 2014; Randolph *et al.*, 2014).

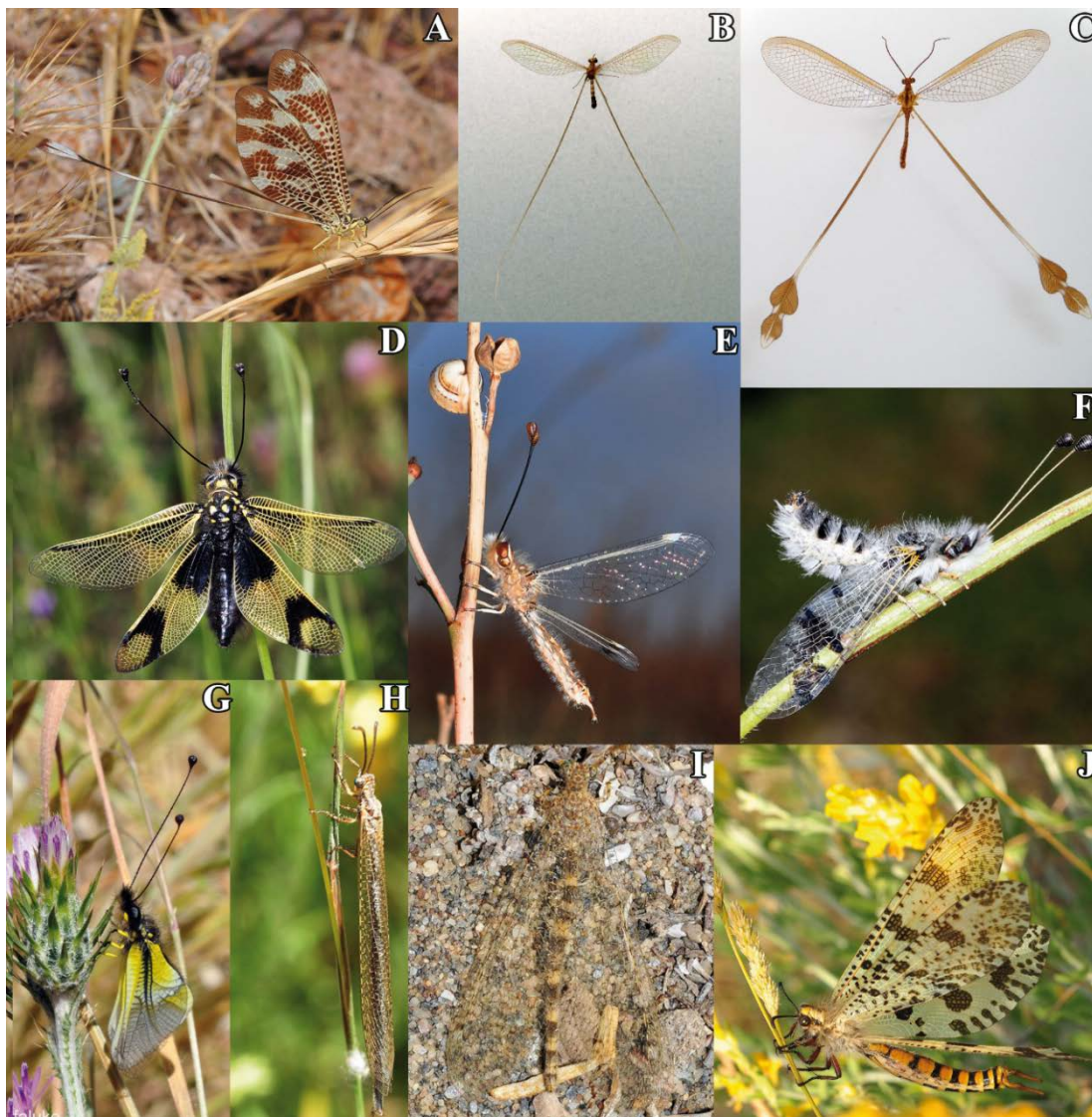


Figura IV. Adultos de diferentes familias de Myrmeleontiformia. A: Nemopteridae; B: Crocididae; C: Nemopteridae; D-G: Ascalaphidae; H-J: Myrmeleontidae. Fotos: A, D-J: Francisco Rodríguez; B-C: según Monserrat *et al.* (2012).

Generalmente, las larvas de este grupo son depredadoras al acecho, en lugar de perseguir a sus presas, y su robusta cápsula cefálica, junto con piezas bucales largas, robustas y curvadas, frecuentemente dentadas en el margen interior, están modificadas para crear un mecanismo similar a una trampa que puede cerrarse rápidamente (MacLeod, 1964; Mansell, 1996a, 1996b, 1999). Además, los tarsos son unisegmentados, y están fusionados con la tibia formando el tibio-tarso en las patas metatorácicas, confiriéndolas mayor fuerza. El empodio típico de algunas larvas de Hemerobiiformia está presente únicamente en las larvas de Psychopsidae (MacLeod, 1964; New, 1989; Badano *et al.*, 2016a).

Muchas familias de Myrmeleontiformia muestran distribuciones restringidas; por ejemplo, especies de Nymphidae se encuentran exclusivamente en Australia y Nueva Guinea, mientras que la familia Psychopsidae está actualmente confinada al sur

de África, Asia y Australia. Asimismo, los Nempoteridae y Crocididae son más abundantes en regiones tropicales y áridas de África, Asia Menor, y Australia. Sólo las familias Myrmeleontidae y Ascalaphidae, estrechamente relacionadas, tienen una alta diversidad de especies en Europa y América (New, 1989; Aspöck *et al.*, 2001a; Oswald, 2016).

I.3. Familia Myrmeleontidae

I.3.1 Historial de su conocimiento.

La familia Myrmeleontidae, sobre la que se ha realizado la presente Tesis Doctoral, es uno de los grupos del orden Neuroptera que ha alcanzado mayor éxito evolutivo (Mansell, 1999). Con más de 2000 especies pertenecientes a unos 300 géneros actualmente reconocidos, los Myrmeleontidae son el mayor grupo dentro de los neurópteros (Stange, 2004; Oswald, 2016). Conocidas comúnmente como hormigas-león, los miembros de esta familia intriguaron a los naturalistas desde hace mucho tiempo.

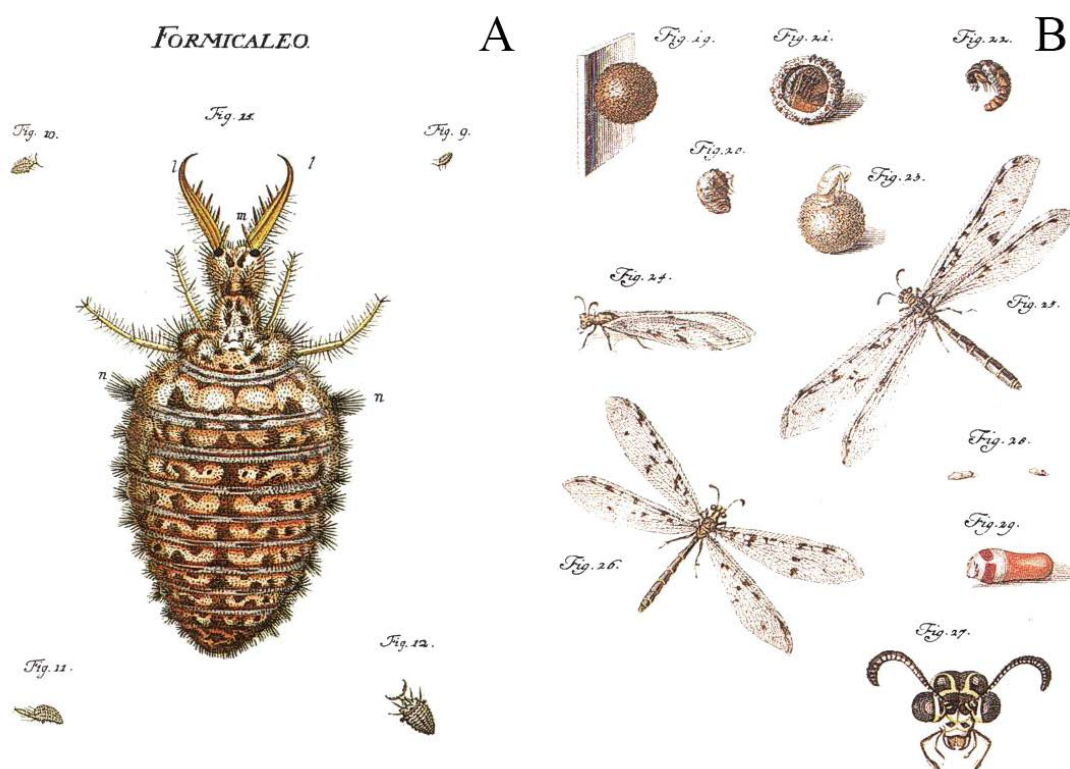


Figura V. Láminas de *Euroleon nostras* (Geoffroy en Fourcroy, 1785). A: diferentes imágenes de la larva; realizadas por Rösel von Rosenhof (1755); B: diferentes momentos del ciclo vital, donde se observa arriba a la izquierda y en el centro el capullo, arriba a la derecha la pupa, debajo aparecen dos imágenes de la pupa saliendo del capullo, en el centro tres imágenes del adulto, y el meconio a la derecha, y abajo a la derecha una imagen frontal de la cabeza del adulto; realizadas por Rèaumur (1742).

Estos animales son conocidos desde la Antigüedad, como seres mitológicos, debido a que algunas especies construyen trampas de caída con forma de cono en la arena del suelo donde capturan a los insectos que caen en su interior (Kevan, 1992). El término hormiga-león se refería originariamente a las bestias mitológicas durante la cultura clásica, y fue acuñado en la Edad Media por Albertus Magnus, en uno de sus primeros libros de zoología, *De Animalibus* (*Libri*, VIII, XXIII y XXVI) (impreso por

primera vez en 1478), para definir a sus larvas. La fabricación de este tipo de trampas de caída tan fascinantes atrajo la atención de naturalistas del siglo XVIII, como Vallisneri (1717, 1733), Réaumur (1742) y Rösel von Rosenhof (1755); estos dos últimos autores, concretamente, describieron e ilustraron en profundidad la metamorfosis y el ciclo vital de la especie *Euroleon nostras* (Geoffroy en Fourcroy, 1785) (Fig. V), una de las especies más comunes en Europa. Los registros imaginativos antiguos y la mayoría de la literatura antigua de la biología de las hormigas león fueron reunidos por W. M. Wheeler en su libro: *Demons of The Dust* (1930). También han sido ampliamente tratadas por otros autores desde el siglo XX en adelante (Druce, 1923; Gerhardt, 1965; New, 1986; Kevan, 1992; Monserrat y Acevedo, 2013; etc.).

El nombre Myrmeleontidae ha sido generalmente adoptado como etimológicamente correcto, frente al usado históricamente y alternativo Myrmeleonidae, considerado como incorrecto según el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (Mansell, 1992a).

Se ha escrito más sobre esta familia que sobre cualquier otra de Neuroptera, exceptuando Chrysopidae, debido a estas famosas trampas de caída en forma de cono. Curiosamente, existen más referencias bibliográficas sobre las larvas de Myrmeleontidae que sobre los adultos, debido precisamente a estas trampas, siendo probablemente los únicos insectos cuyos estadios larvarios son popularmente mejor conocidas que los imágos (Lucas, 1989; Gotelli, 1993; Farji-Brener, 2003; Devetak *et al.*, 2005, 2007; Farji-Brener *et al.*, 2008; Burguess, 2009; Barkae *et al.*, 2010; Klokočovník *et al.*, 2012; Klokočovník y Devetak, 2014; etc.). Sin embargo, tanto el nombre de ‘hormigas-león’ como la asunción de que todos los mirmeleóntidos construyen trampas de caída en forma de cono son erróneos, ya que las larvas de esta familia no depredan exclusivamente sobre hormigas, y la mayoría de ellas no fabrica este tipo de trampas. De hecho, solamente las larvas de un pequeño número de géneros las fabrican. Las construcciones de estas trampas y algunos aspectos del comportamiento de las larvas que las fabrican son y han sido históricamente muy estudiados, en algunas ocasiones como modelo para la exploración de aspectos más generales de la depredación, y existe una vasta literatura sobre el tema (Lucas, 1982, 1989; Gotelli, 1993; Gatti y Farji-Brener, 2002; Farji-Brener, 2003; Devetak *et al.*, 2005, 2007; Scharf y Ovadia, 2006; Scharf *et al.*, 2008a, 2008b; Burguess, 2009; Barkae *et al.*, 2010; Klokočovník *et al.*, 2012; etc.). Sin embargo, el pobre estado de conocimiento de las larvas de la mayoría de especies, careciéndose de datos bioecológicos para la mayoría de miembros de esta familia, contrasta con los numerosos estudios ecológicos y etológicos relacionados con estas trampas.

Los estudios morfológicos precisos de estas larvas comenzaron principalmente con Brauer, quien publicó numerosos trabajos sobre ellas (1854, 1855, 1867), siendo el primero en comprender la importancia de los estadios preimaginales en la sistemática de los neurópteros, y por Hagen (1873). En cuanto a la fauna europea, solamente algunos trabajos comparativos siguieron a los autores mencionados anteriormente durante los siglos XIX y XX, como Redtenbacher (1884), (Withycombe, 1925), Steffan (1968, 1971, 1975) y Willmann (1977). Steffan, que fue probablemente el que aportó la mayor contribución a la identificación y ecología de las larvas de especies europeas (Steffan 1965, 1968, 1971, 1975), estudiaba realmente himenópteros parasitoides de hormigas-león (Hymenoptera: Chalcididae) (Steffan 1958, 1959a, 1959b, 1961a, 1961b, 1966), lo que da idea de la carencia de taxónomos especialistas en este tipo de fases larvarias que se ha dado históricamente. En los

últimos años, autores como Stange y Miller (1985, 1990), Mansell (1996a, 1999), Stange (1980, 2004) o Krivokhatsky (2011) han indicado la gran importancia que tienen los estadios larvarios en la filogenia de la familia. Durante el desarrollo de la presente Tesis Doctoral, los trabajos de Acevedo *et al.* (2013, 2014), Badano *et al.* (2014), o Badano y Pantaleoni (2014) han ampliado el número de especies de larvas descritas para la fauna europea e ibérica, estandarizando los caracteres más importantes taxonómicamente para estas fases preimaginales, y resaltando de nuevo la gran necesidad del conocimiento de las larvas para establecer una clasificación y una filogenia más natural de esta familia.

I.3.2 Origen y registro fósil.

Existen datos de Myrmeleontidae desde el Cretácico Inferior (y quizá del Jurásico tardío) de China (Ren y Guo, 1996), Brasil (Martins-Neto, 1990, 1992; Martins-Neto y Vulcano, 1989a, 1989b; Martins-Neto, 2000), Israel (Dobruskina *et al.*, 1997) o Labrador (Rice, 1969). Sin embargo, son considerados por muchos autores en realidad como pertenecientes a dos subfamilias extintas de Myrmeleontidae: Araripeneurinae y Palaeoleontinae, e incluso considerándolas familias de Myrmeleontiformia en sí (Araripeneuridae y Palaeoleontidae) (Dobruskina *et al.*, 1997; Martins-Neto, 2000; Huang *et al.*, 2016; Myskowiaky y Nel, 2016). Algunos de estos registros del Cretácico son los fósiles †*Samsonileon fragmentus* Ponomarenko en Dobruskina *et al.*, 1997, de Israel (Cretácico Inferior; Dobruskina *et al.*, 1997) y †*Palaeoleon ferrogeneticus* Rice, 1969 de Labrador (Cretácico Superior; Rice, 1969), ambas emplazadas en algunas ocasiones en Palaeoleontinae (por ejemplo, Dobruskina *et al.*, 1997; Martins-Neto, 2000; Huang *et al.*, 2016; Myskowiaky y Nel, 2016).

Solamente dos especies son conocidas del Cenozoico: †*Dendroleon septemmontanus* Statz, 1936 de Oligoceno tardío de Rott (Alemania), del género actual *Dendroleon* Brauer, 1866 (Statz, 1936a); y †*Porrerus dominicanus* Poinar y Stange, 1996, del Mioceno Temprano/ Medio del ámbar dominicano, que está representado por cuatro especímenes completos y por sus larvas (Poinar y Stange, 1996; Engel y Grimaldi, 2007; Huang *et al.*, 2016; Myskowiaky y Nel, 2016). Sin embargo, también Whalley (1980) citó un espécimen incompleto (sin nombrarlo) de un mirmeleóntido en el ámbar de Líbano, pero no ha sido posible confirmar su identidad.

I.3.3 Distribución geográfica.

La familia Myrmeleontidae presenta una amplia distribución geográfica (cosmopolita salvo la Antártida), apareciendo en la mayoría de regiones templadas y tropicales del mundo, encontrándose ausente en climas fríos y zonas de alta montaña (New, 1986; Mansell, 1999; Stange, 2004; Monserrat y Acevedo, 2013). En general, habitan en zonas boscosas abiertas, praderas con arbustos y áreas arenosas secas, siendo particularmente características de áreas térmicas y xéricas, al menos de aquellas que poseen arenas sueltas o rocas friables. La mayor radiación de especies tiende a encontrarse en regiones semiáridas, como la mayor parte de Australia, interior del sur de África, el sur de Estados Unidos de América, en la zona del Mediterráneo y el Oriente Próximo en Asia (Stange, 1970a, 1970b, 2004; New, 1985a, 1985b, 1985c; Mansell, 2004; Stange y Miller, 2016). Algunas especies de Myrmeleontidae, a pesar de ello, están extendidas por el norte a Finlandia y Canadá, y por el sur a Nueva Zelanda (Aspöck *et al.*, 1980, 2001a; New, 1986; Stange, 2004). Australia, con 210

especies conocidas, es particularmente diversa (New, 1985a, 1985b, 1985c; Stange, 2004).

I.3.4 Características generales.

Los adultos de la familia Myrmeleontidae son neurópteros de tamaño medio a grande (desde menos de 20 mm a más de 170 mm de envergadura alar, considerando desde el extremo de un ala al extremo de la otra), con las alas normalmente estrechas. Las alas pueden ser hialinas u ornamentadas, con patrones de coloración a veces muy llamativos (Figs. IV-H, IV-I, IV-J, VI). Por lo que se sabe, los mirmeleóntidos no vuelan grandes distancias, y su vuelo es bastante débil (New, 1989; Gepp y Hölzel, 1989; Grimaldi y Engel, 2005; Gepp, 2010; Monserrat y Acevedo, 2013). La descripción detallada de la morfología de los imagos se da en el Capítulo 1 de Resultados y Discusiones.

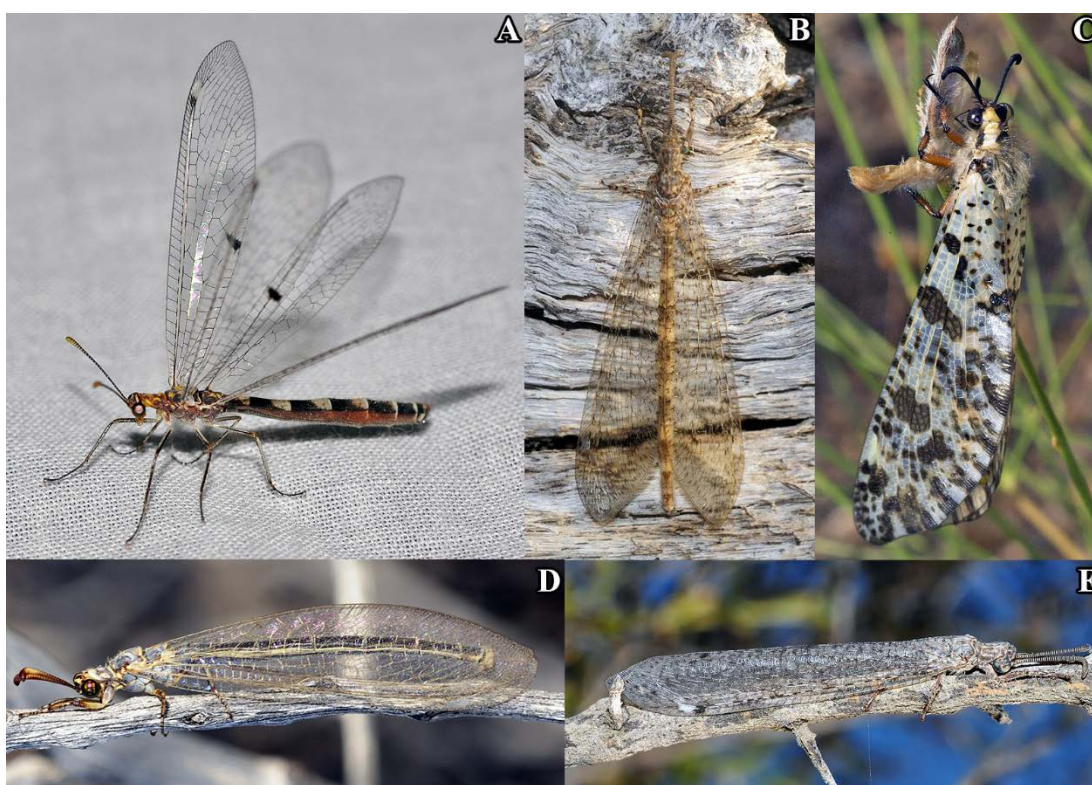


Figura VI. A-E: adultos de Myrmeleontidae en la Península Ibérica (a diferentes escalas). A: *Megistopus flavicornis* (Rossi, 1790); B-C: *Distoleon annulatus*; D: *Myrmeleon hyalinus*; E: *Creoleon* sp. Fotografías de Francisco Rodríguez Luque.

Las larvas de Myrmeleontidae son campodeiformes, y robustas (Figs. II-R, V-A, IX). Las mandíbulas y las maxilas están acopladas y forman dos piezas muy alargadas y curvadas que sobresalen notablemente de la cabeza (New, 1989; Gepp y Hölzel, 1989; Gepp, 2010; Monserrat y Acevedo, 2013; Badano y Pantaleoni, 2014). La descripción detallada de la morfología larvaria se aporta en el Capítulo 1 de Resultados y Discusiones.

Las pupas son décticas y exaradas, y poseen piezas bucales muy desarrolladas. Su tamaño es similar al último estadio larvario de cada especie (Fig. VIII) (Piotrowski,

1969; New, 1989). La descripción detallada de la morfología de las pupas no se da, puesto que no ha sido objeto de estudio durante la presente Tesis Doctoral. Su aspecto general puede observarse en la figura VIII.

I.3.5 Sistemática y filogenia.

La taxonomía y sistemática de Myrmeleontidae es compleja, sobre todo la clasificación a niveles supragenéricos dentro de la familia. Tanto la sistemática global como las relaciones filogenéticas de esta familia permanecen inciertas debido al estado de evolución dinámica en el conocimiento del grupo, y el consecuente excedente en el gran número de sinonimias que se viene reflejando en la literatura, unido a que continúan describiéndose taxones (Stange, 1994, 2004; Mansell, 1999; Oswald, 2016).

Una considerable variedad de subfamilias y categorías tribales han sido consideradas desde Banks (1899), quien realizó la primera división supragenérica en los Myrmeleontidae distinguiendo dos grupos: Myrmeleontini y Dendroleontini. Más tarde, este mismo autor (Banks, 1911) los elevó a subfamilias como Myrmeleontinae (con las tribus Myrmeleontini y Palparini) y Dendroleontinae (con las tribus Nemoleontini y Dendroleontini). Navás (1912a, 1912b, 1913f, 1914c, 1914e, 1926) añadió ocho tribus más, y Tillyard (1916) dos más en su estudio basado en fauna australiana, reconociendo además las dos subfamilias establecidas por Banks. Esben-Petersen (1918) separó, en una división bastante diferente, Archaemyrmeleonida, conteniendo solo Palparini, de Neomyrmeleonida, que incluía Myrmeleontinae (con cuatro tribus) y Dendroleontinae (con seis tribus). Banks (1927) elevó posteriormente Palparini y Myrmecaelurini al estatus de subfamilias y añadió dos nuevas tribus, y más tarde le dio a Acanthaclisini el estatus de subfamilia. La clasificación más compleja y complicada, fue realizada por Markl (1954), quien separó los géneros en 23 tribus, añadiendo diez tribus, sin agruparlos en subfamilias. Stange (1961) estableció tres subfamilias: Acanthaclisinae, Macronemurinae y Dendroleontinae; pero no consideró Palparinae ni Myrmeleontinae. Stange (1967; 1970b) consideró posteriormente cuatro subfamilias, no teniendo en cuenta Macronemurinae, y Stange (1970a) sinonimizó Dendroleontinae y Macronemurinae a Myrmeleontinae. Hölzel (1969, 1970) estableció una nueva tribu e incluyó también Dendroleontinae en Myrmeleontinae, y más tarde Hölzel (1972) reconoció tres subfamilias: Palparinae, Myrmeleontinae y Ectromyrmecinae. Riek (1970) distribuyó la fauna australiana en cuatro subfamilias, Acanthaclisinae, Myrmeleontinae, Macronemurinae y Dendroleontinae, mientras que Stange (1976) volvió a considerar tres subfamilias: Palparinae, Acanthaclisinae y Myrmeleontinae. Willmann (1977) los dividió de nuevo en dos: Myrmeleontinae y Palparinae, al igual que hicieron Aspöck *et al.* (1980). New (1982b) designó una nueva subfamilia al incluir Stilbopteryginae como parte de Myrmeleontidae, que hasta entonces no era incluida en esta familia. Stange (2004), en su catálogo de los Myrmeleontidae consideró tres subfamilias: Stilbopteryginae (una tribu), Palparinae (cuatro tribus), y Myrmeleontinae (diez tribus, algunas divididas en subtribus); además de dos subfamilias fósiles.

Todo esto da idea del problema que continúa existiendo a la hora de establecer los grupos basales dentro de la familia, aunque como Mansell (1999) indicó, estos estudios establecieron las bases significativas de las discusiones posteriores.

Existe, por tanto, un gran número de tribus (33) o subtribus que han sido discutidas en diversos trabajos (Markl, 1954; Stange, 1967, 1970b, 1976; Hölzel,

1972; Willmann, 1977; Aspöck *et al.*, 1980, 2001 a; New, 1989; Mansell, 1996a; Stange, 2004; etc.), y hasta seis grandes grupos han sido tratados en los últimos tiempos como subfamilias, aunque su estatus preciso permanece incierto, y no se ha alcanzado un consenso en su integridad (Mansell, 1999; New, 1989; Stange, 2004). Actualmente, algunos grupos segregados (sean subfamilias o tribus) son reconocidos, y algunos de ellos están muy limitados geográficamente.

Los Myrmeleontidae fueron catalogados por Stange (2004) a nivel mundial, quien también aportó una revisión sistemática y taxonómica del grupo, si bien muchos de sus criterios no han sido reconocidos de forma generalizada. Ninguna de las modernas subfamilias está basada en estudios filogenéticos, por lo que el debate en cuanto a la clasificación más óptima de la familia continúa. La separación de estas subfamilias, así como el emplazamiento de las tribus, sobre todo algunas pobremente definidas o pequeñas, ha sido comúnmente realizada por caracteres de los adultos en la mayoría de los casos. Más concretamente, de forma tradicional, estas separaciones de los taxones, en todos los niveles, están basados en caracteres como la venación alar, o caracteres de otros apéndices como espolones y uñas de las patas, y en las últimas décadas también se le ha dado valor a las características de la genitalia (Aspöck *et al.*, 1980, 2001 a; Stange, 2004). Sin embargo, los caracteres morfológicos y biológicos de las larvas son cruciales en la clasificación de la familia, tanto a nivel de tribu como a nivel genérico (Stange y Miller, 1990; Gepp y Hölzel, 1989; Mansell, 1996a, 1999; Stange, 2004; Gepp, 2010; Badano y Pantaleoni, 2014; Badano *et al.*, 2016a).

Como ya sugirió Mansell (1996a, 1999), la progresión evolutiva que se dio en esta familia, probablemente pasando de los hábitats arbóreos que se dan comúnmente en la mayoría de los neurópteros, a la colonización de hábitats edáficos, donde habitan la mayoría de las larvas de hormigas-león, no solamente les permitió alcanzar un gran éxito evolutivo, sino que reflejaría potencialmente la filogenia de esta familia. Esta variedad de adaptaciones y estilos de vida, unido a la biogeografía de las diferentes especies y/o tribus, podrían mostrar tendencias evolutivas; algo que también contribuiría a resolver los problemas en la clasificación más basal de Myrmeleontidae.

A nivel más o menos generalizado, y a día de hoy, la mayoría de autores reconocen tres subfamilias actuales de Myrmeleontidae, además de las subfamilias extintas †Araripeneurinae (con siete géneros) y †Palaeoleontinae (un solo género) (Stange, 2004; Oswald, 2016). Sin asumir como válidos todos sus criterios, especialmente en la clasificación de las tribus de Myrmeleontinae, se seguirá en esta Tesis a Stange (2004) en su Catálogo de los Myrmeleontidae del Mundo (exceptuando que aquí se reconoce a Gepini como tribu válida de la subfamilia Myrmeleontinae), donde reconoce tres subfamilias:

-Stilbopteryginae (anteriormente reconocida como familia independiente): incluye únicamente dos géneros.

-Palparinae: con cuatro tribus denominadas Palparidiini Markl, 1954, Palparini Banks, 1911, Pseudodimarini Markl, 1954 y Dimarini Navás, 1914.

-Myrmeleontinae: sería la subfamilia más extensa, incluyendo once tribus (y varias subtribus que no se mencionarán): Maulini Markl, 1954, Dendroleontini Banks, 1899, Nemoleontini Banks, 1911, Brachynemurini Banks, 1927, Gnopholeontini Stange, 1994, Lemolemini Stange, 1994, Myrmecaelurini Esben-Petersen, 1919,

Gepini Markl, 1954, Nesoleontini Markl, 1954, Myrmeleontini Latreille, 1802 y Acanthaclisini Navás, 1912.

La subfamilia Stilbopteryginae incluye los géneros *Aeropteryx* Riek, 1968 y *Stilbopteryx* Newman, 1838, y contiene en total nueve especies. Es un grupo que antiguamente se consideraba relacionado con la familia Ascalaphidae. Stilbopteryginae fue tratada como una familia distinta (Stilbopterygidae), aunque actualmente se asume que sus representantes son verdaderos mirmeleóntidos, y representa la subfamilia con estatus mejor establecido de toda la familia (Kimmins, 1940; New, 1982a, 1982b; Stange, 2004; Oswald, 2016). La posibilidad de que Stilbopteryginae, una subfamilia relictada confinada en Australia, sea la precursora de las hormigas-león sammófilas (que viven enterradas en la arena), ha sido considerada como posible por Mansell (1999). La larva de *Stilbopteryx linearis* Navás, 1911 del sur de Australia recuerda a las larvas de los ascaláfidos, debido a sus desarrolladas prolongaciones laterales en el abdomen (Kimmins, 1940; MacFarland, 1968; New, 1982a, 1982b), y sin embargo, presenta un hábito sammófilo, manifestando también otros rasgos de mirmeleóntidos (Mansell, 1999). Desafortunadamente, solamente una larva de Stilborteyginae es actualmente conocida (Kimmins, 1940; New, 1982a, 1982b; Stange, 2004).

La subfamilia Palparinae ha sido en ocasiones separada de los demás miembros de la familia, y se les han denominado ‘Archaemyrmeleontidae’ (Esben-Petersen, 1918), ya que se trata de especies muy diferenciables del resto de la familia. A pesar de haber sido ampliamente considerados como un grupo arcaico, algunos autores consideran que no son, en realidad, tan antiguos dentro de la familia, y deben estar especializados (Mansell, 1985, 1999). Además, los caracteres que definen a esta subfamilia (principalmente relacionados con la venación alar) no son considerados suficientemente significativos por diversos autores, poniendo en duda su estatus como subfamilia (Mansell, 1999, 2004). Están ausentes en Australia y Sudamérica, y se encuentran predominantemente en zonas africanas tropicales (Mansell, 1990, 1996a, 2004; Stange, 2004; Akoudjin y Michel, 2011; Oswald, 2016).

Dentro de esta subfamilia se encuentra la tribu Palparini, que es considerada monofilética (Mansell, 1996a, 1999). Las larvas de los Palparini han evolucionado hacia algunos de los mayores y más eficientes depredadores sammófilos entre los insectos; y los adultos, de gran tamaño, se han ido adaptando, a su vez, mediante el desarrollo de la coloración críptica, que resulta en los llamativos patrones de coloración que ofrecen las alas de todos los miembros de esta tribu (Fig. IV-J). Algunos géneros representativos de esta tribu son *Palpares* Rambur, 1842, *Tomatares* Hagen, 1866, *Crambomorphus* McLachlan, 1867 y *Pamexis* Hagen, 1866.

La tribu Dimarini, con tres géneros incluidos en ella, también es sammófila, y se encuentra restringida al continente americano (Stange, 1989, 2004; Oswald, 2016).

La tribu Palparidini, cuyas especies pertenecen todas a un único género, *Palparidius* Péringuey, 1910, fueron incluidas en Palparini por Stange y Miller (1990), pero los caracteres de los adultos las asemejan más estrechamente a la tribu Dimarini; todas las especies son endémicas del sur de África (Stange, 1989, 2004; Oswald, 2016).

La otra tribu, Pseudodimarini, contiene tan sólo un género: *Pseudimares* Kimmins, 1933, con tan sólo dos especies, una de Irán y otra del norte de África

(Kimmins, 1933; Aspöck y Aspöck, 2009; Pantaleoni *et al.*, 2012), siendo una tribu todavía algo desconocida e incierta.

La subfamilia Myrmeleontinae comprende una amplia variedad de especies, incluyendo algunos grandes grupos que han sido tratados por algunos autores como subfamilias o tribus, y que son cosmopolitas (Mansell, 1999; Stange, 2004; Monserrat y Acevedo, 2013; Oswald, 2016). Dentro de esta subfamilia, el número de tribus varía según autores: en esta Tesis se consideran once tribus (Stange (2004) incluye diez tribus). Sólo esta subfamilia posee larvas que fabrican trampas de caída en forma de cono (predominantemente Myrmeleontini, con algunos otros registros), y los estudios biológicos tienden a focalizarse en ello, con raras excepciones, siendo taxones que solamente representan una pequeña proporción de la familia (Mansell, 1985, 1999; New, 1986; Badano y Pantaleoni, 2014). Myrmeleontinae está ampliamente distribuida.

La tribu Myrmeleontini contiene al género *Myrmeleon* Linnaeus, 1767, además de otros géneros como *Hagenomyia* Banks, 1911 o *Euroleon* Esben-Petersen, 1918. *Myrmeleon* es el único género presente en todo el mundo (en todos los continentes e islas que poseen mirmeleontidos) (Stange, 2004; Pantaleoni *et al.*, 2010; Badano *et al.*, 2016b). Las distribuciones de *Myrmeleon*, y los géneros estrechamente relacionados de esta tribu, sugieren que la vida sammófila y la construcción de trampas pudieron evolucionar temprano en el linaje de Myrmeleontidae (Mansell, 1996a, 1999). Sin duda, es el grupo más exitoso de hormigas-león.

La tribu Dendroleontini es la predominante en Australia. Incluye varios géneros con pocas especies, algunos de los cuales se distribuyen en Europa como *Tricholeon* Esben-Petersen, 1925 o *Dendroleon* Brauer, 1866; este grupo es considerado según autores una subfamilia en sí, denominada Dendroleontinae. Es una tribu que se encuentra en todo el mundo, aunque con distribuciones puntuales (Stange, 1976, 2004; Oswald, 2016). También parece ser un linaje antiguo cuyos miembros probablemente muestran un estado temprano de transición desde hábitos arbóreos hacia hábitos edáficos (New, 1985b, 1989; Mansell, 1985, 1996a, 1999; Stange y Miller, 1990). La gran radiación que muestra esta tribu en Australia, un continente que lleva mucho tiempo separado, hacen necesario un estudio detallado de esta fauna filogenéticamente tan importante, ya que la tribu no parece estar claramente soportada dentro de Myrmeleontinae.

En la tribu Acanthaclisini aparecen algunas de las especies más grandes y robustas, y tienen una venación mucho más compleja que muchos otros grupos (Stange, 1994, 2004; Oswald, 2016). Esta tribu también es erigida a rango de subfamilia por algunos autores (New, 1989; Resh y Cardé, 2009). Acanthaclisini no está distribuida tan ampliamente como Myrmeleontini pero, no obstante, está representada en todos los continentes por diferentes géneros, aunque algunos se encuentren geográficamente restringidos. Está compuesta enteramente por especies sammófilas. Algunos géneros representativos son *Acanthaclisis* Rambur, 1842, *Centroclisis* Navás, 1909, *Heocclisis* Navás, 1923 o *Synclisis* Navás, 1919 (Stange y Miller, 1985, 1990; New, 1985c; Mansell, 1985, 1996a, 1999; Stange, 2004; Oswald, 2016).

La tribu Myrmecaelurini parece estar confinada al Viejo Mundo. Sus miembros son sammófilos, con diversas especies que fabrican trampas de caída (Mansell, 1996a,

1999; Monserrat y Acevedo, 2013; Badano y Pantaleoni, 2014). Algunos géneros característicos son *Myrmecaelurus* Costa, 1855 o *Nannoleon* Esben-Petersen, 1928.

Hay autores que consideran algunos géneros, ubicados en Myrmecaelurini por Stange (2004), en otra tribu diferente denominada Gepini Markl 1954, como los géneros *Solter* Navás, 1912 o *Gepus* 1912 (Markl, 1954; Aspöck *et al.*, 2001a; Badano *et al.*, 2014). Esta cuestión necesita una revisión detallada, aunque estos géneros citados son realmente diversos respecto a los comentados para Myrmecaelurini en el párrafo anterior, tanto morfológica como ecológicamente. En esta Tesis, Gepini es considerada como tribu válida.

Nemoleontini es una tribu que aparece en todo el mundo, y muestra un amplio rango de hábitos en sus larvas, además de una gran variedad de caracteres morfológicos en sus imagos y en sus estadios larvarios (Stange, 1994, 2004; Stange y Miller, 1990; Mansell, 1996a, 1999). En la actualidad, poca información puede ser obtenida para la consideración de esta tribu, ya que es probablemente polifilética debido a la gran diversidad, tanto morfológica como ecológica que presentan sus miembros (Stange y Miller, 1990; Mansell, 1996a, 1999; Stange, 2004).

La tribu Brachynemurini muestra una vida sammófila en sus larvas, estando confinada al continente americano, y particularmente diversificado en Norteamérica (Stange, 1970a, 1994, 2004; Stange y Miller, 1990). Parece una tribu bien definida tanto por los caracteres de sus adultos y larvas como por su distribución biogeográfica. Algunos géneros representativos son *Brachynemurus* Hagen, 1855 o *Scotoleon* Banks, 1913 (Stange, 1970a, 1994, 2004; New, 1989; Stange y Miller, 1990; Mansell, 1999; Oswald, 2016).

Nesoleontini es una tribu compuesta por tres géneros (*Cueta* Navás, 1911, *Nadus* Navás, 1935 y *Nesoleon* Banks, 1909) distribuidos principalmente en África, aunque el género *Nesoleon*, con numerosas especies, también tiene representantes en Asia y Europa. Únicamente son conocidas las larvas del género *Cueta*, que curiosamente presentan la capacidad de fabricar trampas de caída en forma de cono (Stange y Miller, 1990; Stange, 2004; Badano y Pantaleoni, 2014; Oswald, 2016).

Gnopholeontini, y Lemolemini son dos tribus distribuidas por el Nuevo Mundo cuyas larvas viven principalmente en rocas o son arbóreas (Stange, 1994, 2004).

La tribu Maulini comprende dos géneros afrotropicales, *Isonemurus* Esben-Petersen, 1928 y *Maula* Navás, 1912, cuyas larvas permanecen desconocidas (Mansell, 1985; Stange, 2004).

Los taxones de la fauna europea fueron revisados por Aspöck *et al.* (1980), quienes recogieron un total de 41 especies en esta región. Sin embargo, nuevas aportaciones a la fauna paleártica occidental/ europea han sido añadidas desde entonces (Krivokhatsky, 1990, 1992a, 1992b, 1992c, 1994, 1995, 1996a, 1996b; Krivokhatsky y Zakaharenko, 1994; Hölzel y Monserrat, 2002; Pantaleoni *et al.*, 2010; Krivokhatsky, 2011; Pantaleoni y Badano, 2012; etc.). Por ello, se requiere una profunda revisión que actualice la información sobre esta familia en el continente europeo, y la reciente publicación de nuevas especies en Europa así lo sugiere (Pantaleoni *et al.*, 2010; Krivokhatsky, 2011; Pantaleoni y Badano, 2012; Badano *et al.*, 2016b; etc.).

I.3.6 Biología de la familia Myrmeleontidae.

I.3.6.1 Cortejo, comunicación sexual, cópula, ovoposición y huevos.

Durante el apareamiento, proceso anterior a la cópula, lo primero que se da es la comunicación entre ambos sexos mediante sustancias químicas (Yasseri *et al.*, 1996, 1998; Zhang *et al.*, 2015). Además, el dimorfismo sexual existe, ya que las hembras suelen ser algo más grandes y presentar mayor envergadura alar (Yasseri y Parzefall, 1996), y en algunos géneros, como *Eremoleon* Banks, 1901, las alas están fuertemente ornamentadas en las hembras, y escasamente o sin manchas en el macho (New, 1986; Miller y Stange, 2016).

Antes de la cópula, los machos suelen mantenerse en la vegetación tratando de atraer a las hembras (Yasseri y Parzefall, 1996), o pueden activamente ir en busca de ellas (Krebbs y Davies, 1991). Debido a la competencia, parece ser que para los machos de muchas especies es muy importante estar situados en lugares óptimos, y defienden esos territorios, por ello algunos autores consideran que el cortejo se realizaría en leks (Yasseri y Parzefall, 1996). Este sistema de apareamiento mediante leks, en la que la hembra elige los machos, parece darse en muchas especies. Estaría apoyado por el comportamiento descrito de los machos en el medio natural tratando de atraer a las hembras (Yasseri, 1994; Yasseri y Parzefall, 1996), la protandria de emergencia (machos emergen antes que las hembras; Thornhill y Alcock, 1983), el dimorfismo sexual en tamaño (Weiss, 1959; Löfqvist y Bergstrom, 1980; Yasseri, 1994; Hingel, 1995) y por la duración del ciclo vital. Este sistema de leks también estaría soportado por los ojos tan desarrollados que presentan los imagos (ver. Capítulo 1 en Resultados y discusiones), y porque se ha visto que vuelven después de copular a los lugares donde han realizado el cortejo (Stitz, 1931; New, 1989; Gepp y Hölzel, 1989; Yasseri y Parzefall, 1996; Gepp, 2010).

Aparentemente, los adultos de hormigas león dependen de feromonas para la comunicación entre sexos. Se han identificado como estructuras implicadas: unas prolongaciones en los abdómenes de los machos a la altura de los segmentos VI y VII denominadas ‘pinceles pilosos’ (Fig. 1.5-B; ver Capítulo 1 en Resultados y Discusiones); unas glándulas abdominales (análogas a las que se encuentran en los machos de lepidópteros) que son estructuras glandulares internas situadas a lo largo del abdomen, que al menos en algunas especies son evaginables; y las glándulas torácicas (Fig. VII-B), desde donde se produce la liberación de sustancias volátiles (Tjeder, 1954; Elofsson y Löfqvist, 1974; Löfqvist y Bergstrom, 1980; New, 1982b, 1986, 1989; Bergström *et al.*, 1992; Güsten, 1996; Yasseri y Parzefall, 1996; Yasseri *et al.*, 1996; Bergström, 2008).

Las glándulas torácicas, que parecen las más importantes en la comunicación sexual y son las más estudiadas, son muy variables, y pueden aparecer en ambos sexos (Güsten, 1998). Dichas glándulas comunican con el exterior ventralmente en la unión del tórax y el abdomen (Fig. VII-B), y se han identificado seis componentes estructuralmente similares que segregan los machos mediante ellas (Elofsson y Löfqvist, 1974; Löfqvist y Bergstrom, 1980; Bergström *et al.*, 1992; Yasseri *et al.*, 1998; Bergström, 2008). Probablemente estas sustancias tengan funciones de atracción (Yasseri *et al.*, 1996, 1998), ya que aunque las glándulas torácicas están presentes en machos y hembras, en estas últimas son de menor tamaño (Elofsson y Löfqvist, 1974; Bergström *et al.*, 1992; Güsten, 1996, 1998; Yasseri *et al.*, 1998). Algunos autores

afirman también que estas glándulas están en estrecho contacto con unas pequeñas proyecciones en la parte basal inferior del ala posterior denominadas órganos de Eltringham o *pilula axilaris* (Eltringham, 1926), presentes en los machos de algunas especies (Fig. VII-A, ver Capítulo 1 en Resultados y Discusiones). En las especies en las que existe, esta estructura serviría de dispersante de las feromonas segregadas por las glándulas torácicas (Elofsson y Löfqvist, 1974; Lofqvist y Bergstrom, 1980; Bergström *et al.*, 1992; Nicoli Aldini, 1992; Bergström, 2008), pese a que se ha comentado la posibilidad de que funcionaran como órgano estridulador (Riek, 1967; Güsten, 1996). En las especies donde se han estudiado las sustancias que segregan en las glándulas torácicas y poseen órganos de Eltringham, los machos producían dos componentes específicos (sustancias químicas derivadas del nerol). Estos atrayentes producidos por los machos no son comunes, pero se dan esporádicamente en muchos órdenes de insectos. Los detalles de cómo son percibidos por las hembras, y sobre los mecanismos de comunicación, son desconocidos; podría ser mediante órganos sensoriales olfativos situados en las antenas de las hembras (Yasseri *et al.*, 1998). El hecho de que las hembras también posean glándulas torácicas, aunque de menor tamaño, junto con el sistema de atracción mediante leks, parecen apoyar la hipótesis de que estas feromonas tengan funciones de reconocimiento y atracción entre sexos (Yasseri *et al.*, 1998). Recientemente se ha demostrado, por primera vez, la existencia de compuestos químicos atrayentes de largo alcance en esta familia, concretamente en la especie *Dendroleon speciosus* Banks, 1905 (Zhang *et al.*, 2015). Se descubrió que una feromona que segregaban las crisopas ejercía también de atrayente para esta especie, y además se ha visto que estas sustancias eran detectadas por algún tipo de receptor olfativo situado en las antenas de los imagos. Curiosamente, *D. speciosus* no era atraída por ninguno de los componentes que segregan las especies anteriormente estudiadas e identificados hasta entonces (Zhang *et al.*, 2015).

Después de todas estas fases de atracción y cortejo, tiene lugar la cópula (Fig. VII-A). Se sabe que se acoplan las piezas genitales de ambos sexos, y que la duración del proceso, así como los movimientos que se dan durante la cópula son específicos para las diferentes especies (New, 1989; Yasseri y Parzefall, 1996). Los machos transfirieren un par de espermátóforos. La duración de la cópula es aproximadamente de dos horas y media, con máximos de casi tres horas (Yasseri y Parzefall, 1996). Durante la cópula, se mantienen sujetos con las patas a ramas o troncos de árboles o arbustos (Fig. VII-A). Las hembras se comen los restos de espermátóforos para limpiar su genitalia (New, 1989; Yasseri y Parzefall, 1996; Aspöck y Aspöck, 2003). El tiempo requerido en la cópula, así como el gran tamaño del espermátóforo, hacen pensar que se da una sola cópula en los machos (Thornhill y Alcock, 1983; Krebs y Davies, 1991). Esto es beneficioso para los machos cuando copulan con éxito, pero conduce a una gran competencia entre ellos antes del apareamiento, porque las hembras escogen a los machos. Las hembras parece que aumentan su *fitness* al volver a copular después de la ovoposición (Yasseri y Parzefall, 1996).

Las hembras suelen realizar la puesta durante la noche (Stange y Miller, 1985; Yasseri y Parzefall, 1996). Depositán los huevos de forma individual (aunque en ocasiones los ponen en grupos) en áreas abiertas o en oquedades de los árboles, bajo arbustos, en cuevas, bajo salientes rocosos, o en lugares protegidos por construcciones; aunque la mayoría de especies los depositan aisladamente en la arena (New, 1986, 1989; Yasseri y Parzefall, 1996). Pueden poner los huevos sobre la superficie del sustrato o enterrados (Stange y Miller, 1985). Algunas especies, como *Myrmecaelurus atomarius* (Rambur, 1842), depositan sus huevos en los tallos de plantas herbáceas

(Stange, 1970b). Las hembras carecen de ovopositor, y antes de la ovoposición, remueven el sustrato con el extremo de su abdomen repetidas veces, para comprobar si es el lugar adecuado donde colocar los huevos (Stange, 1970b; New, 1986; Yasseri y Parzefall, 1996). El número de huevos varía, pero generalmente ponen entre 15 y 35 huevos. Parece que la temperatura influye en el lugar de puesta, y las hembras suelen elegir lugares con temperaturas elevadas (Yasseri y Parzefall, 1996).

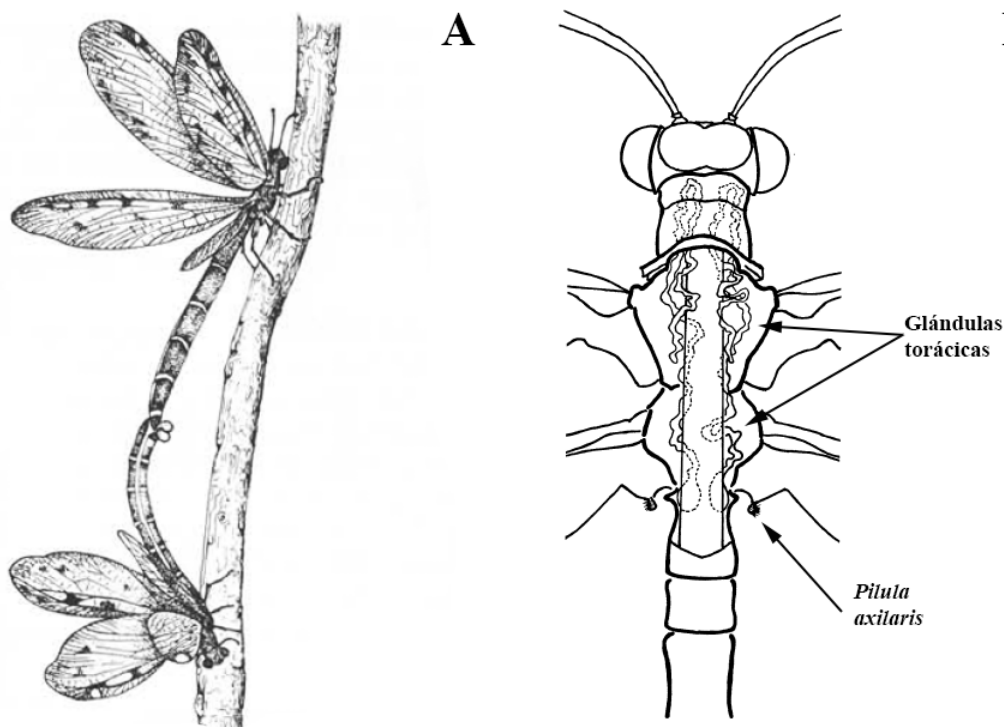


Figura VII. A: esquema de la cópula en posición típica de *Euroleon nostras* (adaptado de Yasseri y Parzefall, 1996); B: esquema de la disposición de las glándulas torácicas y las pilula axilaris en el macho de *E. nostras* (adaptado de Elofsson y Löfqvist, 1974).

Los huevos de Myrmeleontidae no presentan tallo como los de las crisopas, los berótidos o los mantíspidos. Son variables en tamaño, y éste está relacionado con el tamaño de las especies, aunque son siempre mayores a 1 mm de largo por más de 0,6 mm de ancho (Kubrakiewicz *et al.*, 2005; Suludere *et al.*, 2009). Presentan forma redondeada o elongada. A pesar de que la mayor parte de la superficie es lisa, están cubiertos por una secreción glandular, que facilita la adhesión de arena y otras partículas del suelo (Kubrakiewicz *et al.*, 2005; Suludere *et al.*, 2009). En la familia Myrmeleontidae, como también se ha indicado en estudios de los huevos de la familia Ascalaphidae, los dos micrópilos son idénticos, siendo imposible determinar su polaridad antero-posterior (Withycombe, 1925; Henry, 1972; Hinton, 1981; Kubrakiewicz *et al.*, 2005; Suludere *et al.*, 2009). Las estructuras micropilares pueden presentar cierta ornamentación y rugosidad. En la zona coriónica presentan filamentos microtubulares de citoesqueleto que dan consistencia a la estructura completa del huevo (Kubrakiewicz *et al.*, 2005).

I.3.6.2 Ciclos vitales, pupación y emergencia del adulto.

Los ciclos vitales de las hormigas-león duran, generalmente, unos tres años, aunque no existen demasiados datos (Steffan, 1971; Popov, 1984; New, 1986; Yaseeri y Parzefall, 1996). Algunos factores que parecen influir en la duración del desarrollo

son el fotoperiodo, la temperatura y el alimento disponible (Furunishi y Masaki, 1981; Yasseri, 1994; Yasseri y Parzefall, 1996). Incluso se ha sugerido que los ciclos lunares pueden ser influyentes en la duración de las diferentes fases de desarrollo (Piotrowski, 1969; Gepp y Hölzel, 1989; Yasseri, 1994, 1995). La longevidad de los adultos es, generalmente, para machos de entre 12 y 45 días, con una media de 20 días; y para hembras de entre 15 y 48 días, con una media de 25 días (Yasseri y Parzefall, 1996).

Las larvas pasan por tres estadios, y su desarrollo total suele ser de algo más de dos años (Steffan, 1971; New, 1986). El invierno lo pasan en forma de larva (Principi, 1947; Steffan, 1971), generalmente un invierno en primer estadio y el segundo en el tercer estadio larvario (Stange y Miller, 1990). El último estadio larvario puede mantenerse inmóvil durante muchos meses, y generalmente se mueve a zonas protegidas para hibernar en otoño (Steffan, 1971, 1975; New, 1986). Las larvas de la subfamilia australiana Stilbopteryginae, son las más longevas conocidas de entre todos los Myrmeleontidae: una larva de la especie *Stilbopteryx linearis*, Navás, 1911, estuvo en total seis años completando su desarrollo (MacFarland, 1968; Riek, 1976; New, 1982b).

Las larvas generalmente fabrican un capullo de seda sencillo (New, 1986, 1989). El capullo se forma incorporando una densa cobertura de numerosas partículas de arena a una estructura diferenciada, más bien débil y casi esférica, que es el capullo en sí (en la especie *Navasoleon boliviana* (Banks, 1920), esta estructura tiene forma aplanada (Miller y Stange, 1985)). El capullo aporta protección y resistencia a la pupa frente a posibles parásitos, depredadores, exceso de humedad o lluvia, y desecación (Piotrowski, 1969; Popov, 1984). Además, estar rodeado de granos de arena también les permite camuflarse en el medio. La duración de la fase pupal también parece ser variable, aunque generalmente es de unos 20-30 días (Piotrowski, 1969; Popov, 1984; Monserrat y Acevedo, 2013).

El adulto generalmente abandona el capullo dejando la exuvia pupal parcialmente dentro, donde también se encuentra la exuvia del último estadio larvario (Yasseri y Parzefall, 1996). La emergencia de los adultos está influenciada por el clima, y no está sincronizada (Yasseri y Parzefall, 1996). Los machos emergen antes que las hembras. Tras la emergencia del imago, las alas se extienden durante aproximadamente media hora, aunque el endurecimiento final de éstas probablemente sea de más tiempo (Stange, 1970a; New, 1986; Aspöck y Aspöck, 2003).

Sus poblaciones suelen ser monovoltinas, aunque también existen especies semivoltinas, y en ocasiones mantienen un elevado número de ejemplares (Stange, 1970a; New, 1986). Los mirmeleóntidos pueden ser fuertemente estacionales, y aparecen en los meses más templados o cálidos del año según especies y regiones geográficas (Stange *et al.*, 2003; Michel y Cadet, 2009). Los ciclos univoltinos o semivoltinos y la sincronización con la emergencia del adulto parecen estar regulados por fotoperiodos y respuestas térmicas durante los estadios larvarios y la fase de la pupa (Piotrowski, 1969; Gepp y Hölzel, 1989; Yasseri, 1994, 1995). En Malí, las hormigas-león (junto con la familia Ascalaphidae), están siendo utilizados para tratar de demostrar si estos insectos pueden ser indicadores del cambio climático a través de sus fenologías, puesto que en aquella zona tienen varios ciclos vitales al año, y estos están separados en el tiempo para evitar competencia. Los resultados parecen ser positivos (Michel y Letourmy, 2007; Michel y Cadet, 2009).

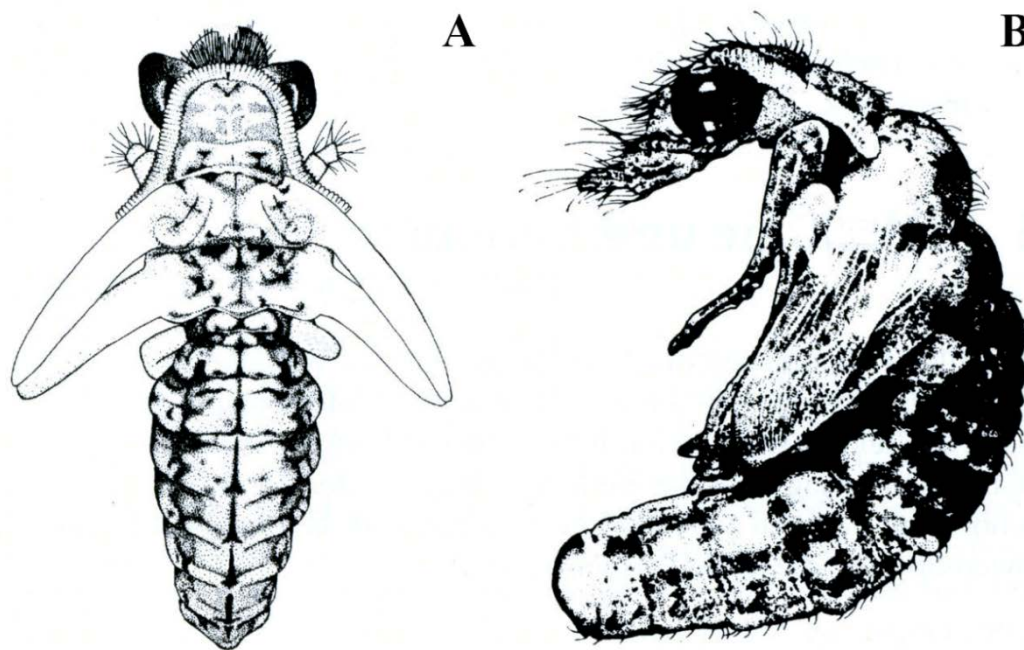


Figura VIII. Aspecto de la pupa de *Euroleon nostras* (Geoffroy en Fourcroy, 1785), A: vista dorsal; B: vista lateral. Según Piotrowski (1969).

I.3.6.3 Alimentación

Los adultos son casi siempre depredadores, habiéndose encontrado en sus contenidos digestivos restos de áfidos, dípteros, coleópteros, heterópteros, crisopas y orugas de lepidópteros (Stelz y Gepp, 1990; Stelz, 1992; Devetak, 1996, 1997; Devetak y Klokočovník, 2016). No obstante, también se ha encontrado polen en el aparato digestivo de algunos miembros de la tribu Brachynemurini (New, 1986; Stange, 1970a). Stange (1970a) relacionó algunos aspectos de la estructura de los adultos con los tipos de presas supuestos, argumentando que las especies con fuertes espolones tibiales (ver Capítulo 1 en Resultados y Discusiones) se alimentarían de pequeños insectos voladores u orugas, mientras que especies débiles depredarían sobre áfidos (para los que no se necesitaría mantenerlos sujetos con las patas), aunque se ha demostrado recientemente que algunas especies que no poseen estos espolones tibiales también depredan sobre insectos voladores y orugas (Devetak y Klokočovník, 2016). Stelzl (1992) y Devetak y Klokočovník (2016) han sugerido que los adultos de hormigas-león que se alimentan de insectos bien esclerotizados poseen mandíbulas doblemente dentadas, especialmente adaptadas para ello.

Los estadios larvarios son siempre depredadores, sin excepción. Pueden sobrevivir muchos meses sin comer, y la mayoría de especies parece que pueden depredar en muchos momentos del día o de la noche, aunque mantienen ritmos circadianos para evitar los momentos más cálidos del día (Principi, 1947; Steffan, 1971; Scharf *et al.*, 2008a). El hábito más extendido a la hora de atrapar a sus presas es no realizar el más mínimo movimiento, para capturar a los insectos que pasan únicamente cuando se encuentran entre las mandíbulas, que suelen estar abiertas en ángulos de hasta 180° (Principi, 1947; Steffan, 1971; Acevedo *et al.*, 2013, 2014). Las

larvas liberan una mezcla de enzimas hidrolíticas (incluyendo proteolasas y componentes lipolíticos, carbohidrasas y esterasas) en la presa, predigiriendo la presa durante unos diez minutos fuera del cuerpo, y posteriormente comienzan la ingesta, mediante la succión a través de sus piezas bucales (Bongers y Koch, 1984; New, 1986, 1989; Van Zyl y van der Linde, 2000).

I.3.6.4 Defensa visual

En Myrmeleontidae, al igual que sucede en la familia Ascalaphidae, las especies diurnas presentan coloraciones llamativas, como en la tribu Palparini (Fig. IV-J). Muchas especies presentan alas con patrones de ornamentación que las permiten mimetizarse con el medio y camuflarse (Mansell, 1990, 1996a; New, 1986; Monserrat, 2015) (Figs. IV-I, VI-B, VI-C, VI-E). La coloración disruptiva ha sido ya tratada en esta familia, especialmente por las coloraciones en bandas pardas y amarillentas que muestran en el abdomen, por ejemplo en los géneros presentes en la Península Ibérica *Distoleon* Banks, 1910 (Figs. IV-I, VI-B), *Solter* o *Palpares* (Figs. IV-J, VI-C). También esta coloración disruptiva se da en otras partes del cuerpo como patas y antenas, como en los géneros presentes en la Península Ibérica *Megistopus* Rambur, 1842 (Fig. VI-A), *Solter* o *Tricholeon* (Monserrat, 2015). Además de la pigmentación, en esta familia también se dan diversos comportamientos que les ayudan a su defensa visual. Algunas especies de *Brachynemurus*, por ejemplo, se mantienen con el abdomen flexionado dorsalmente (Stange, 1970a), como hacen algunos ascaláfidos y berótidos, simulando ser parte de la vegetación; otras especies recurvan sus alas en posición de reposo para hacerse más cilíndricos y parecer pequeñas ramas (como las especies ibéricas del género *Creoleon* Tillyard, 1918; Figs. IV-H, VI-E); también las alas completamente hialinas de algunas especies del género *Myrmeleon* junto con su coloración corporal parda las asemejan a ramitas; o la coloración amarillenta en las alas del género *Myrmecaelurus* junto a su coloración amarillenta y parda a bandas las hacen completamente crípticas en el entorno de prados de gramíneas agostadas donde suelen habitar (Monserrat, 2015). Otro método para evitar la depredación, es la presencia de ocelos en la coloración de los imagos de algunas especies como *Dendroleon pantherinus* (Fabricius, 1787) o *Pseudimares aphrodite* H. Aspöck y U. Aspöck, 2009 (Aspöck *et al.*, 1980, 2001 a; Aspöck y Aspöck, 2009; Krivokhatsky, 2011; Pantaleoni *et al.*, 2012). Otras estrategias de defensa que se dan en los imagos de esta familia incluyen la segregación de sustancias malolientes (Monserrat, 2015).

También en los estadios larvarios se da este tipo de defensa visual, y prácticamente todas las larvas conocidas presentan coloraciones crípticas con el medio, variando las tonalidades o colores según el hábitat en que se encuentran (Fig. IX). Como ejemplo, la coloración aposemática curiosa que presentan las larvas de la especie norteamericana *Brachyneumurus nebulosus* (Olivier, 1811), en Florida, con un patrón de coloración naranja-rojo-blanco-negro que recuerda a tres especies localmente simpátricas de *Dasymutilla* Ashmead, 1899 (Hymenoptera, Mutillidae) (Brach, 1978). Otro comportamiento típico en las fases larvarias de las hormigas-león es utilizar restos de materia pequeños con los que se cubren para pasar desapercibidos (Gravely y Maulik, 1911).

I.3.6.5 Datos sobre la ecología de Myrmeleontidae.

La información bibliográfica disponible sobre la ecología para las especies de esta familia, se centra fundamentalmente en los estadios larvarios de las especies que

fabrican trampas de caída, en los que muchos aspectos de su biología han sido estudiados intensamente: arquitectura del cono, influencia de la disponibilidad de presas en el tamaño del cono, localización y relocalización, el crecimiento de la larva en sí mismo, factores que influyen en la fabricación o tamaño del cono, competencia, etc. (Lucas, 1989; Gotelli, 1993; Gatti y Farji-Brener, 2002; Farji-Brener, 2003; Devetak et al., 2005, 2007; Scharf y Ovadia, 2006; Scharf *et al.*, 2008a, 2008b; Farji-Brener *et al.*, 2008; Barkae *et al.*, 2010; Klokočovník *et al.*, 2012; Klokočovník y Devetak, 2014; etc.).

Los adultos de Myrmeleontidae son principalmente crepusculares y nocturnos, pero hay también muchas especies diurnas. Las formas crepusculares y nocturnas descansan en la vegetación durante la mayor parte del día, y algunas especies pueden ser localizadas en superficies rocosas o cuevas (Stange, 1970a; New, 1986; Yasseri *et al.*, 1996; Monserrat y Acevedo, 2013). Como muchos otros insectos voladores nocturnos, son mucho más activos en noches templadas, sin fuertes vientos (Lofqvist y Bergstrom, 1980; Stange, 1970b).

En general, las especies de hormigas-león con larvas de hábitos arbóreos concuerdan con el esquema típico de los neurópteros, que se manifiesta en otras familias del orden como Ascalaphidae, Chrysopidae, Hemerobiidae, Coniopterygidae, Psychopsidae, etc., (New, 1986, 1989). Como Mansell (1999) indicó, y se ha comentado ya, Myrmeleontidae es una familia altamente evolucionada, cuya diversidad evolutiva ha sido potenciada por las innovadoras estrategias depredadoras desarrolladas en las larvas, que les han llevado a colonizar hábitats tan diversos como rocas y vegetación, restos de hojarasca, habitar bajo la arena, y, finalmente, han sido capaces de modificar la arena del suelo donde viven y transformarla en trampas de caída. De hecho, su éxito evolutivo se atribuye a las sorprendentes adaptaciones en la colonización de hábitats de sus fases juveniles, especialmente por su adaptación a medios arenosos, donde desarrollan sus sorprendentes estrategias de caza (Morton Wheeler, 1930; Gardiner, 1932; New, 1986, 1989; Gepp y Hölzel, 1989; Stange y Miller, 1990; Mansell, 1996a, 1999; Stange, 2004; Gepp, 2010; Krivokhatsky, 2011; etc.). En casi todos los grupos de insectos, vivir completamente enterrados en la arena suelta (dunas, desiertos, cauces secos, etc.), es un fenómeno extraño que suele considerarse como una condición derivada. Más allá de los neurópteros, entre los insectos se da principalmente en Diptera y Coleoptera (Mansell, 1999; Yeates y Amorim, 2012; Ribera y Beutel, 2012a, 2012b).

La gran variedad de estilos de vida que ocurren en los estadios larvarios de esta familia da una idea de su gran diversidad: arbóreas, en vegetación u oquedades de los árboles, en superficies rocosas, en el sustrato arenoso que existe en salientes rocosos o pequeñas cuevas, en madrigueras de animales más grandes, en la arena, y constructores de trampas de caída en medios sammófilos (New, 1986; Mansell, 1996a, 1999; Badano y Pantaleoni, 2014). Algunos ejemplos son especies cuyos estadios larvarios se asemejan tanto en morfología como en hábitat a la familia Ascalaphidae: las larvas de *Neulatus* Navás, 1912 viven en las plantas de *Puya* (Bromeliaceae) en Chile (Mansell, 1999), o las de *Jaffuelia* Navas, 1918 viven camufladas entre cantos rodados (Stange, 1994); ambas podrían representar el modo arquetípico de existencia de las hormigas-león. La estrecha relación de Ascalaphidae y Myrmeleontidae se ha comentado con frecuencia (Stange y Miller, 1990; Stange, 1994), y otros ejemplos son las larvas de la tribu Gnopholeontini, que viven plenamente expuestas en las rocas o en las cortezas de los árboles y dependen de su camuflaje para su protección (Miller

1990), de manera similar a la forma de actuar de muchas especies de Ascalaphidae. Probablemente, a partir de ahí, habría sido un avance sencillo vivir en oquedades de los árboles y, posteriormente, bajo el polvo y detritus de las cornisas de las rocas bajo salientes de protección, y en detritus en madrigueras de animales. Varios géneros habitan en huecos de árboles, como *Elicura* Navás, 1911 (Stange, 1994), *Dendroleon* Brauer, 1866 y *Cymothales* Gerstäcker, 1893 (Mansell, 1987; Gepp, 2010). Muchos ocupan cuevas u oquedades polvorientas protegidas, como *Bankisus* Navás, 1912 (Mansell, 1999), *Tricholeon* (Mansell, 1988a; Acevedo *et al.*, 2014) y algunos *Neuroleon* en el sur de África, y *Eremoleon* (Stange y Miller, 1990; Miller y Stange, 2016) en el Nuevo Mundo; este tipo de hábitats les permitió en algunos casos colonizar construcciones humanas (Gepp, 2010; Monserrat y Acevedo, 2013; Acevedo *et al.*, 2014). Algunos géneros, como *Cymothales*, *Elicura*, *Bankisus* y *Eremoleon*, presentan tanto miembros que viven en oquedades de árboles como en salientes rocosos (Mansell, 1999; Stange y Miller, 1990; Stange, 1994). Una de las larvas más enigmáticas es la de *Navasoleon bolivianus* (Banks, 1920), de Bolivia, que vive sobre la roca desnuda en los techos de las cuevas, y ha adaptado su procedimiento de emergencia de pupa en consecuencia, quedando el capullo anclado al techo de las cuevas donde habita (Miller y Stange, 1985); esta forma de vida recuerda también al género *Proctolyra* Tjeder, 1992, de la familia Ascalaphidae, y de nuevo demostraría la estrecha relación entre ambas familias (Mansell, 1999). *Eremoleon nigribasis* Banks, 1920 vive en madrigueras, un hábitat que podría ser explotado por aquellos taxones con adaptaciones a vivir en cuevas. Toda esta diversidad de hábitats, incluso dentro de un solo género, refleja la versatilidad de ciertos grupos de hormigas-león, pero también podría indicar que estos taxones son menos especializados que las especie sammófilas, al no estar confinadas a un hábitat tan restringido (Stange y Miller, 1985, 1990; Mansell, 1996a, 1999).

Sin embargo, la mayoría de las tribus de hormigas-león son completa o parcialmente sammófilas: Acanthaclisini, Dimarini, Palparidini, Palparini, Myrmeleontini, y la mayoría de los miembros de Myrmecaelurini y Nemoleontini. Dentro de estos grupos, los métodos de captura de presas y sus comportamientos son muy variables (Steffan, 1971; Stange y Miller, 1985; Mansell, 1996a; Acevedo *et al.*, 2013, 2014; Badano *et al.*, 2014; Badano y Pantaleoni, 2014). Hay algunos caracteres, como los tarsos no segmentados, las setas sensoriales para la detección de vibraciones, las mandíbulas planas, los ensanchamientos de los laterales del cuerpo, la capacidad de levantar la cabeza hasta más allá de la vertical, y los ojos en tubérculos (Fig. IX) (ver Capítulo 3 en Resultados y Discusiones), característicos de Myrmeleontidae, que parece que preadaptaron a estas larvas a una vida sammófila. La coloración de las larvas, y algunas tendencias en el comportamiento como los ritmos circadianos que regulan los movimientos que realizan en el sustrato, también parecen proteger a las especies sammófilas de hormigas-león frente al calor y la desecación del medio a los que tienen que hacer frente, que en ocasiones son muy extremos (Principi, 1947; Steffan, 1971; New, 1986; Mansell, 1999; Scharf *et al.*, 2009b). En las especies de hormigas león que construyen trampas, su principal objetivo es el de incrementar la eficiencia en la captura de las presas y reducir la cantidad de energía que se gasta durante el proceso (Klokočovník y Devetak, 2014). En el desarrollo larvario hacer un uso eficiente de la energía siendo un organismo depredador altamente sedentario y con periodos de inanición de hasta tres meses, puede significar el éxito o el fracaso en el paso a la siguiente etapa de desarrollo (Dunn y Stabb, 2005; Hollis *et al.*, 2011).



Figura IX. A-B: larvas de Myrmeleontidae en la Península Ibérica (a diferentes escalas). A: *Acanthaclisis occitanica* (Villers, 1789), especie que caza al acecho; B: *Myrmeleon hyalinus* Olivier, 1911, especie constructora de trampas de caída. Fotografías de Francisco Rodríguez Luque.

La información disponible sobre la ecología y etología de las especies que fabrican estas trampas incluye tanto observaciones de campo como investigaciones en laboratorio. Aunque muchas especies geográficamente separadas han sido estudiadas, muchos de los mecanismos de la construcción de conos, los efectos ambientales y los mecanismos de captura de presas parecen ser más bien generalizados (Lucas, 1989; Gotelli, 1993; Gatti y Farji-Brener, 2002; Farji-Brener, 2003; Devetak *et al.*, 2005, 2007; Scharf y Ovadia, 2006; Scharf *et al.*, 2008a, 2008b, 2009a, 2009b; Farji-Brener *et al.*, 2008; Burgess, 2009; Barkae *et al.*, 2010; Klokočovník *et al.*, 2012; Klokočovník y Devetak, 2014; etc.). Conjuntamente, estas aproximaciones han producido un panorama relativamente completo en muchos aspectos de la biología de este tipo de larvas.

El mecanismo de la construcción de conos, así como la gran cantidad de factores que pueden influir, han sido extensamente descritos para algunas especies, como las europeas *Euroleon nostras* o *Myrmeleon hyalinus* Olivier, 1811, o para *Myrmeleon obscurus* Rambur, 1842 de Sudáfrica (Bongers y Koch, 1981; Youthed y Moran, 1969a; Devetak *et al.*, 2005, 2007; Scharf *et al.*, 2009a, 2009b etc.). Para la fabricación, se dan muchas fases distintas exclusivamente con movimientos en espiral hacia atrás y expulsando arena. Se forma una trampa cónica, en cuya base se encuentra la larva con las mandíbulas abiertas expuestas por encima de la superficie de la arena (Lucas, 1982, New, 1986; Gepp y Hölzel, 1989, Gepp, 2010). El tamaño de las partículas es muy importante en la construcción de estas trampas de caída (Lucas, 1982; Devetak *et al.*, 2005, 2007). El cono está formado por partículas finas durante la elaboración, incrementando su efectividad en la captura de presas, y la estructura del cono está, por tanto, influenciada por las propiedades físicas de la arena y el comportamiento de construcción de las larvas. La forma precisa del cono varía con el

estadio de la larva, siendo más agudo el ángulo que forman en el primer estadio que en los últimos (Griffiths, 1980a, 1980b).

Se ha citado frecuentemente que los conos tienden a estar agregados, aparentemente para conseguir la ventaja de cualquier área arenosa aunque sea pequeña (Bong-Heang, 1970a, 1970b; Farji-Brener *et al.*, 2008; Scharf *et al.*, 2009a, 2009b). Los determinantes físicos de la dispersión o presencia de los conos incluyen la textura y humedad del suelo, así como características topográficas locales como la presencia de piedras (Simberloff *et al.*, 1978; Arnett y Gotelli, 2001; Farji-Brener, 2003; Devetak *et al.*, 2005). La temperatura ambiental parece un factor importante para la presencia de conos, así como en la actividad depredadora de las larvas que los fabrican (Green, 1955; New, 1986). También la temperatura del suelo, la cantidad de luz o el fotoperiodo parecen ejercer gran influencia en la actividad, presencia y dispersión de estas trampas (Geiler, 1965; Plett, 1964; Youthed y Moran, 1969a; 1969b, 1969c; Lucas, 1985; New, 1986; Scharf *et al.*, 2008a, 2008b). El tamaño de los conos generalmente refleja: el tamaño de la larva, el rango del tamaño de las presas y su abundancia, el éxito en la captura de presas, y la densidad de larvas en el lugar (Morista, 1954; Wilson, 1974; New, 1986; Arnett y Gotelli, 2001; Scharf *et al.*, 2009a). La densidad de conos se ven afectadas por estos mismos factores (Simberloff *et al.*, 1978; Farji-Brener *et al.*, 2008; Scharf *et al.*, 2009a, 2009b). Además, la dispersión se ve incrementada debido al canibalismo que muestran estas larvas (Simberloff *et al.*, 1978; New, 1986; Griffiths, 1991a, 1991b, 1992; Scharf y Ovadia, 2006; Barkae *et al.*, 2010). Otro factor que afecta a la dispersión es la densidad de las poblaciones (McLure, 1976 Scharf *et al.*, 2009a, 2009b).

En cuanto a su alimentación, en el primer estadio el número de presas ingeridas es mayor, aunque el rango de su tamaño es bajo, siendo presas pequeñas. En los dos últimos estadios el número de presas ingeridas es menor, pero tanto el tamaño medio de presas, como los rango de los tamaños de presas son mucho mayores; probablemente porque en estos estadios enfrentarse a presas grandes supone menor riesgo que en el primer estadio (Griffiths 1980a, 1980b). La captura de presas y su uso es, por tanto, determinante en el desarrollo de la larva, así como en la futura masa corporal del adulto (Scharf *et al.*, 2009a, 2009b).

Su posible capacidad de aprendizaje, el efecto en el desarrollo de los adultos, la competencia intraespecífica, la orientación de los conos, etc., son otros de los muchos temas que se han estudiado en las larvas constructoras de trampas (Griffiths, 1991a, 1991b; Lomascolo y Farji-Brener, 2001; Guillette *et al.*, 2009; Hollis *et al.*, 2011; etc.). Asimismo, han sido también extensivamente estudiadas como modelos de depredadores sedentarios (Gotelli, 1993, 2001), y la necesidad reside ahora en aplicar este tipo de estudios a larvas que no fabrican estas trampas. Todos estos antecedentes podrían servir para estudiar los factores determinantes de la distribución de muchas especies, tanto constructoras de trampas como cazadores al acecho.

Por otra parte, la abundancia de las poblaciones de larvas de hormigas-león, unido a sus hábitos depredadores, ejerce una influencia importante en la regulación de los artrópodos epiedáficicos que viven en sus mismos hábitats. Por ejemplo, en la sabana del Kalahari, en Sudáfrica, la biomasa que alcanzan las larvas depredadoras de la tribu Palparini puede llegar a ser bastante superior a la biomasa de los depredadores vertebrados (Mansell, 1999). Además, muchas especies están restringidas a determinados hábitats y biomas (Erasmus *et al.*, 2000; Mansell y Erasmus, 2002), y

esta especificidad, que las hace muy sensibles a las alteraciones ecológicas, los convierte en excelentes bioindicadores de la degradación del medio (Mansell, 1999; Gotelli, 2001; Gepp, 2010).

I.3.6.6 Enemigos naturales.

Los enemigos naturales de las hormigas león no han sido demasiado estudiados. Entre los depredadores de imagos, se encuentran los asílidos del género *Diogmites* Loew, 1866 (Insecta, Diptera: Asilidae) en Estados Unidos (Linsley, 1960), himenópteros del género *Bembix* Fabricius, 1775 (Insecta, Hymenoptera: Sphecidae) en Australia (Evans y Mathews, 1973; Evans *et al.*, 1982), arañas del género *Argiope* Audouin, 1827 (Arachnida, Araneae: Araneidae) en Europa (Gepp y Hölzel, 1989; Gepp, 2010), y escorpiones (Arachnida, Scorpionida) (New, 1986). Como depredadores de larvas se han encontrado larvas de los tábanos del género *Scaptia* Walker 1850 (Insecta, Diptera: Tabanidae) en Australia (English, 1955), himenópteros del género *Pompilus* Fabricius, 1798 (Insecta, Hymenoptera: Pompilidae) en Nueva Guinea (Biró, 1897), e incluso los reptiles *Acanthodactylus scutellatus* (Audouin, 1827) (Reptilia, Squamata: Lacertidae) y *Chalcides sepsoides* (Audouin, 1823) (Reptilia, Squamata: Scincidae), ambos depredando sobre larvas de la especie *Nophis teillardii* Navás, 1912 (Simon, 1985; Stange, 2004). También se ha citado a la especie *Dipalta serpentina* Osten Sacken, 1877 (Insecta, Diptera: Bombyliidae) como depredadora de las pupas del género *Myrmeleon* Linnaeus, 1767 en California, Estados Unidos (Leech y McDonald, 1989; Stange, 2004).

Como parasitoides, el orden de los himenópteros es el que más representantes tiene, aunque también los dípteros poseen varias especies parásitas de hormigas-león. Como curiosidad, el protozoo parásito *Actinocephalus acanthaclisis* Marques y Omieres, 1978 (Gregarinida, Eugregarinina) fue descrito como especie nueva a partir de un estudio del género de hormiga-león *Acanthaclisis* Rambur, 1842 (Marques y Omieres, 1978). Un grupo de Chalcididae (Insecta, Hymenoptera) son parasitoides especializados de las larvas de Myrmeleontidae (Steffan, 1971), y utilizan sus patas traseras fuertemente espinosas para mantener abiertas las mandíbulas de las larvas mientras realizan la ovoposición en su interior. Estos calcídidos son endoparásitos solitarios. Entre otros géneros, se encuentran *Lasiochalcidia* Masi 1929, con al menos siete especies (Steffan, 1958, 1959a, 1959b, Gepp y Hölzel, 1989; Stange, 2004); *Hybothorax* Ratzeberg, 1844, con dos especies parásitas conocidas (Steffan, 1959b; Papp, 1981; Gepp y Hölzel, 1989; Sellenschlo y Tröger, 1993; Stange, 2004); y *Hockeria* Walker, 1834 con otras dos especies (Smith, 1934; Wallace, 1942; Stange, 1970a). Otros endoparásitos del orden de los himenópteros pertenecen a la familia Ichneumonidae (Insecta, Hymenoptera). Dentro de esta familia, las avispas del género *Myrmeleonostenus* Uchida, 1936 son relativamente frecuentes en algunas partes del hemisferio sur, y al menos existen tres especies parásitas de larvas de hormigas-león (Boudier, 1834; Redtenbacher, 1884; Brauer, 1855; Tanaka, 1979; Stange, 2004), y dos especies parásitas de pupas (Porter, 1998; Stange, 2004). Otro género de ichneumonídeo, denominado *Itamuton* Porter 1987, ha sido citado como parasitoide de sus pupas (Porter, 1989; Stange, 2004).

Algunos dípteros de la familia Bombyliidae (Insecta, Diptera), también han sido citados como parasitoides de esta familia (Steffan, 1971). Existen diez especies de diez géneros diferentes que se han encontrado siempre en sus larvas (Roberts, 1928; Smith, 1934; Jurberg, 1963; Colless, 1977; Simon, 1985; Miller y Stange, 1989; Matsura *et*

al., 1998; Stange, 2004), destacando la especie *Micromitra stupida* (Rossi, 1790), muy presente en Europa y parásita de diversas especies (Steffan, 1967; Pantaleoni, 1984; Abraham, 1998).

En larvas fabricantes de trampas en forma de cono, se han registrado hormigas que reaccionan frente a ellas. De hecho, se han encontrado larvas muertas de Myrmeleontidae con las hormigas enganchadas a sus mandíbulas, siendo un mecanismo de defensa de la hormiga relativamente frecuente (Lucas y Brockmann, 1981; New, 1986).

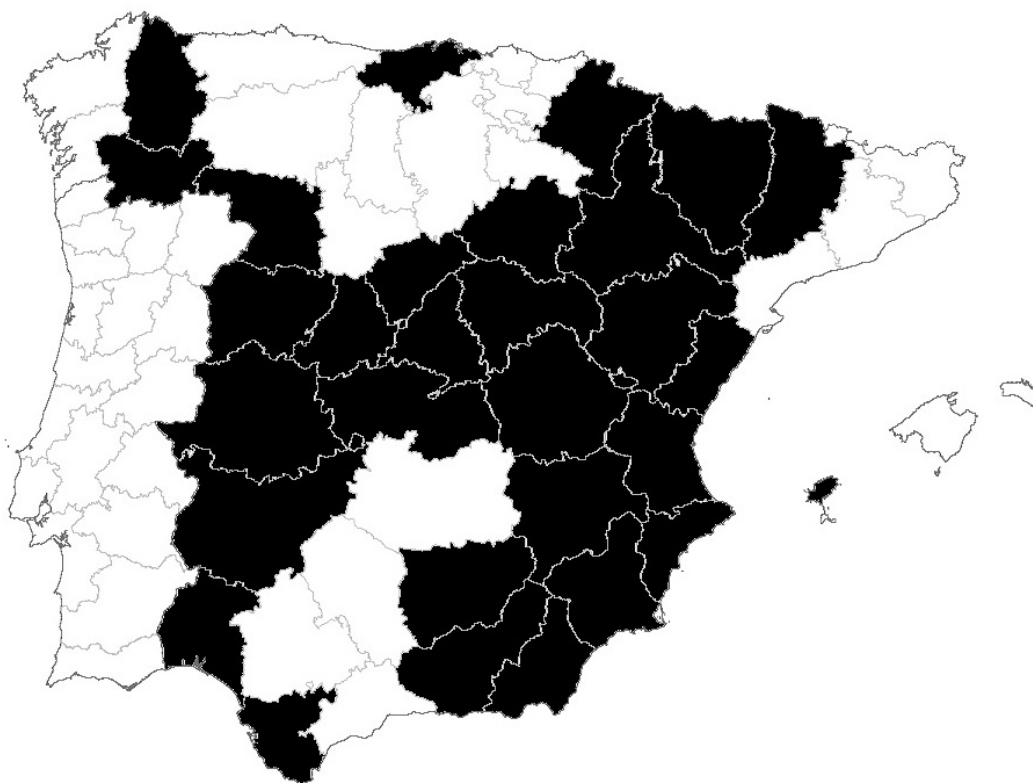
Por otro lado, el canibalismo también es relativamente común en sus larvas, y ha sido observado también en adultos (Stange, 1970a; New, 1986; Stange, 2004).

I.4 La familia Myrmeleontidae en la Península Ibérica e Islas Baleares

La Península Ibérica presenta una amplia variedad de climas y ecosistemas, desde los bosques húmedos de planifolios y coníferas de carácter eurosiberiano en el tercio norte al bosque mediterráneo, a las secas estepas interiores y al árido y subdesértico del S.E. (Costa *et al.*, 1997), que junto a su ubicación geográfica y su historial geológico (Vera, 2004), la hacen un territorio con una biodiversidad enorme, sobre todo dentro de Europa. Además, su papel como refugio de especies y como centro de especiación de elementos que pudieran haber derivado a endemismos, que el aislamiento genético de cualquier gran cadena montañosa provoca (en este caso los Pirineos en el norte de la península), hace que sea una zona especialmente rica en especies de neurópteros con más de 180 especies conocidas (Aspöck *et al.*, 1980, 2001a; Monserrat y Triviño, 2013; Aspöck *et al.*, 2015), algunas endémicas, y otras únicamente citadas de la Península Ibérica dentro del continente europeo.

En cuanto al conocimiento faunístico, en el atlas de los neurópteros de la Península Ibérica e Islas Baleares (Monserrat y Triviño, 2013), se estimó solamente en un 57,55 % la superficie ibérica y balear que, con la expresa intencionalidad de recolectar neurópteros, estaba suficientemente muestreada hasta aquel momento (2013). El territorio ibérico/balear muestreado en el cual existían datos, era del 27,31 % de la zona explorada, calculándolo en número de cuadrículas UTM de 10 km² en las que se disponía de registros sobre el total. A pesar de que dicha información fue obtenida para el orden completo, es aplicable a las especies de hormigas-león.

La familia Myrmeleontidae, con más de la mitad de las especies europeas presentes en la Península Ibérica y/o Islas Baleares, es realmente importante en esta zona (Aspöck *et al.*, 1980, 2001a, 2015; Stange, 2004; Monserrat y Acevedo, 2013), puesto que además varias de sus especies únicamente se distribuyen en territorio ibero-baleárico dentro de Europa (Stange, 2004; Monserrat y Acevedo, 2013; Aspöck *et al.*, 2015; Oswald, 2016). Todo ello, hace de la Península Ibérica un lugar idóneo para el estudio de su biología de esta familia.



Mapa I. Provincias muestreadas y conocidas en su fauna neuropterológica (según Monserrat y Triviño, 2013).

El conocimiento de la familia Myrmeleontidae en la zona, comenzó ya en el siglo XIX y principios del XX. Autores como Rambur (1842), Walker (1853), Rosenhauer (1856), Hagen (1860a, 1860b), Pictet (1865), Hagen (1866b) o McLachlan (1873, 1889) fueron aportando numerosas descripciones, referencias y citas (aunque con frecuencia pocas daban detalles sobre la localidad exacta de los datos). Posteriormente, el conocimiento faunístico y biológico de las especies en el primer tercio del siglo XX se debe fundamentalmente a los trabajos de Navás (1900a, 1903, 1904b, d, 1912a, 1913b, 1916b, 1925a, etc.). En la segunda mitad del siglo pasado, gracias a autores como Hölzel (1974, 1976), o Monserrat (1977, 1978a, b, 1979a, b), y tras la revisión de Aspöck *et al.* (1980) de la fauna europea, el número de especies íbero-baleáricas conocidas en aquel momento era de 24. Sin embargo, el incremento en el conocimiento de la fauna de mirmeleóntidos de España y de Portugal con trabajos posteriores (Hölzel, 1987; Monserrat, 1985a, b, c, 1987b, 2010; Letardi, 1998; Tröger, 1999; Hölzel y Monserrat, 2002, Monserrat y Acevedo, 2011, 2013, etc.), hizo que ascendiera a 26 el número de especies conocidas de esta área, habiéndose aumentando notablemente también el conocimiento faunístico del grupo en este territorio. En esta última labor hay que citar especialmente los trabajos de Monserrat (1980a, b, 1981, 1982, 1983, 1984 a, b, c, d, 1985 a, b, c, etc.), Monserrat y Díaz-Aranda (1987, 1988, 1989), y Monserrat y Acevedo (2011, 2013). El número de especies de la zona representa actualmente aproximadamente el 60 % de mirmeleóntidos de la fauna europea, acentuando la importancia que tiene el estudio de las hormigas-león íbero-baleáricas.

II. OBJETIVOS

Debido al estado de conocimiento actual de la familia Myrmeleontidae en general, y dentro de la Península Ibérica e Islas Baleares en particular, existen varios aspectos que precisan ser investigados con mayor detalle. El objetivo más importante de la presente Tesis Doctoral es contribuir a la tarea de aumentar el conocimiento de las hormigas-león en cuanto a su taxonomía, distribución, morfología, estadios larvarios, filogenia y ecología, empleando estas disciplinas para dar una visión integradora de la familia en lo que se refiere a los taxones de la Península Ibérica e Islas Baleares, y aportar nueva información que pueda aplicarse al conjunto de la familia.

Morfología.

Se tratará de aportar una nomenclatura estandarizada en castellano para las estructuras morfológicas más importantes de los imagos y las larvas de la familia Myrmeleontidae. De esta forma, se pretende uniformizar la designación de cada carácter taxonómico importante en futuros estudios sobre esta familia en este idioma.

Taxonomía.

Se pretende definir todas las especies presentes en esta región geográfica con su correcta nomenclatura, revisando para ello toda la información bibliográfica donde aparecen referencias a los taxones de esta familia en la Península Ibérica e Islas Baleares, estableciendo e incluyendo todas las posibles sinonimias y combinaciones nomenclaturiales bajo las que ha sido citada cada especie. Se pretende recopilar toda la información existente, tanto bibliográfica como de material estudiado.

Identificación de los adultos.

Una vez delimitadas las especies presentes en la zona de estudio, se tratará de aportar todos los elementos necesarios para la correcta identificación de los imagos de las distintas especies presentes en la Península Ibérica e Islas Baleares. Asimismo, se pretenden descartar todas aquellas especies citadas en la zona de forma errónea.

Distribución.

A partir de toda la información bibliográfica previa, así como de nuevos datos obtenidos en los muestreos que se han realizado estos años, se pretende elaborar mapas completos y actualizados de las localidades donde se encuentra cada especie.

Estadios larvarios.

Se intentarán describir las larvas de todas las especies para poder aportar claves de identificación, y contribuir a completar el conocimiento de las diferentes fases de los ciclos vitales de las especies. Se empleará, además, microscopía electrónica para dar un paso más en esta investigación e interpretar, definir, y describir las setas y otros tipos de estructuras que presenten y necesiten esta técnica para su adecuado estudio.

Descripción de nuevas especies.

A partir de todos los datos morfológicos, bibliográficos, taxonómicos, y larvarios, se llevarán a cabo las posibles descripciones completas (adulto y larva) de nuevos taxones, aportando, no solamente toda la información morfológica que se requiera, sino también notas comparativas y sus distribuciones en la Península Ibérica e Islas Baleares.

Anatomía interna de las larvas.

Mediante la novedosa técnica de la Microtomografía Computarizada (μ CT), se pretende interpretar la morfología y la anatomía interna de los estadios larvarios, y comparar la información previa existente sobre este tema con los nuevos datos que se puedan aportar. Asimismo, se busca comparar estos datos con la anatomía interna de otros grupos relacionados, para tratar de establecer implicaciones adaptativas y/o evolutivas de la anatomía interna de Myrmeleontidae.

Filogenia.

Utilizando datos, tanto moleculares como morfológicos y bio-ecológicos (estudiados en los capítulos previos), se pretende comprobar, mediante la elaboración de una filogenia basada fundamentalmente en especies íbero-baleáricas, si los grupos basales de clasificación sistemática de la familia más ampliamente considerados son grupos naturales bien definidos. Además, se tratará de determinar los caracteres morfológicos y ecológicos que pudieran tener más repercusión en la sistemática y la filogenia del grupo.

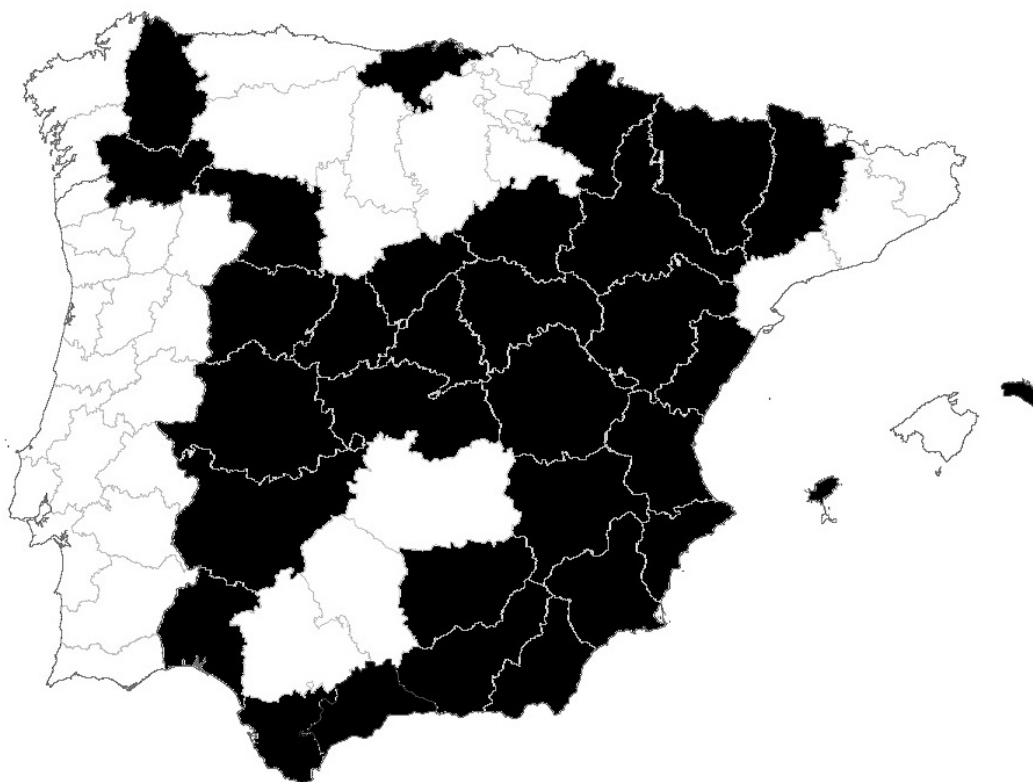
Distribución potencial.

Se pretende conocer qué tipo de variables, y cómo influyen esas variables en la distribución de las distintas especies en la región de estudio. Mediante modelizaciones ecológicas, y utilizando datos de presencia precisas de cada especie y variables de distinto origen, tanto climáticas, como de tipo de suelos, topográficas o de vegetación, se busca obtener la distribución potencial en la Península Ibérica e Islas Baleares de cada especie, para optimizar futuros muestreos, pudiendo escoger regiones con mayor probabilidad de que estén presentes los distintos taxones.

III. MATERIAL Y MÉTODOS

III.1 Área de estudio.

El área en la que se ha centrado este estudio corresponde a los países de la Península Ibérica (España, Portugal, Andorra, Gibraltar) e Islas Baleares. Como se observa en el mapa II, una parte importante del territorio se considera bien conocido faunísticamente para el orden Neuroptera (y, por tanto, para la familia Myrmeleontidae). El área muestreada intensamente durante la realización de este trabajo se representa en el mapa III.



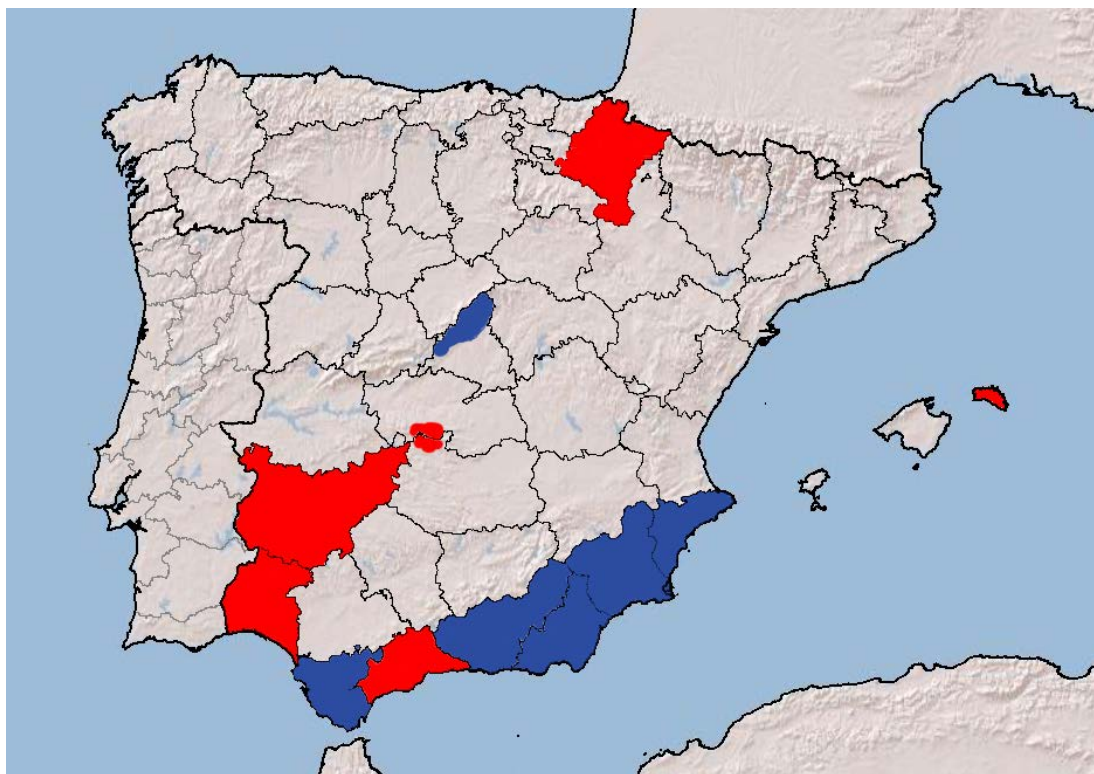
Mapa II. Provincias adecuadamente muestreadas y conocidas en su fauna neuropterológica tras la realización de la presente Tesis (modificado y actualizado de Monserrat y Triviño, 2013).

III.2 Muestreos realizados.

Durante el período de estudio (desde mayo de 2011 hasta julio de 2015, ambos inclusive), se realizaron muestreos periódicos atendiendo a dos objetivos principales: aumentar el conocimiento de la fauna de Myrmeleontidae, en áreas poco o nada estudiadas; y muestrear zonas donde existe fauna especialmente interesante de hormigas-león en cuanto a la rareza de las especies o el desconocimiento de la biología de los taxones que habitan en dichos lugares y medios.

En el mapa III, el grupo de regiones poco o nada estudiadas previamente están marcadas en rojo, y puede observarse que se realizaron muestreos en las provincias de Navarra (4 muestreos realizados: mayo, junio, julio y agosto de 2012), Huelva y Badajoz (2 muestreos realizados: mayo y junio de 2012), Málaga (2 muestreos realizados: mayo y junio de 2012), en Ciudad Real y Toledo (Parque Nacional de Cabañeros y Montes de Toledo) (5 muestreos realizados: mayo, junio y julio de 2013; mayo y junio de 2014), y la isla de Menorca (julio 2011). Como lugares interesantes por la rareza de especies de mirmeleóntidos o por el desconocimiento de su biología (marcadas en azul), se han muestreado las provincias de Almería (9 muestreos realizados: mayo, junio y julio de 2011; mayo, junio y julio de 2012; junio y septiembre de 2013; junio-julio de 2014), Granada (9 muestreos realizados: mayo, junio y julio de 2011; mayo, junio y julio de 2012; julio de 2013; Junio-julio de 2014 y julio de 2015), Alicante (3 muestreos realizados: julio de 2013; julio de 2014 y julio de 2015), Cádiz (3 muestreos: mayo y junio de 2012; y abril de 2015), Murcia (2 muestreos realizados: julio y agosto de 2012), y la sierra de la Comunidad de Madrid y alrededores (6 muestreos realizados: mayo y junio de 2012; mayo y junio de 2013; y mayo y junio de 2014).

Por tanto, uniendo el material obtenido en el trabajo de campo realizado durante esta Tesis, al material existente en la colección de Víctor J. Monserrat de la U. C. M., el porcentaje territorio íbero-balear muestreado es superior al 60 % (mapa II), habiéndose conseguido una información importante. Aun así, es probable que se obtengan más datos novedosos si se continúa con el esfuerzo en el trabajo de campo.



Mapa III. Áreas muestreadas durante la presente tesis. En rojo, las zonas muestreadas por ser poco o nada conocidas previamente para la familia Myrmeleontidae; en azul, zonas muestreadas por su especial interés debido a las especies de Myrmeleontidae que se encuentran distribuidas en ellas.

III.3 Métodos de muestreo.

Los muestreos llevados a cabo durante estos años fueron especialmente intensos para recolectar las fases larvarias, ya que conocer el ciclo biológico de las especies era uno de los objetivos principales de la Tesis Doctoral. Los imágos también eran recolectados, aunque generalmente de forma cualitativa, obedeciendo al objetivo de conocer la distribución de las especies ibero-baleáricas (y debido a que gran cantidad de material de adultos ya existía previamente en la colección de V. J. Monserrat de la U. C. M.). El trabajo de campo no fue previamente ideado, ni se empleó un esfuerzo continuo e igual en las diferentes localidades donde se llevó a cabo.

Estos muestreos consistieron en varias jornadas (dependiendo de la extensión de la zona) en las que se realizó la búsqueda de individuos, tanto adultos como en fase larvaria; y tanto de actividad diurna como nocturna. Se buscaron puntos en los que realizar el muestreo según los requerimientos conocidos de las especies que se pretendían recolectar, y puntos con condiciones ambientales diversas para intentar muestrear la mayor diversidad posible de hábitats. Aunque algunos de estos lugares fueron previamente seleccionados por sus condiciones ambientales, debido a problemas de accesibilidad o a resultar de uso privado/prohibido, en la mayoría de ocasiones eran aleatorios (según diversidad de hábitat, o según si eran adecuados a los requerimientos de las especies deseadas). Evidentemente, se pidieron los numerosos permisos requeridos por las diferentes Comunidades Autónomas para los muestreos en áreas con algún tipo de protección, acceso o prohibición/limitación de muestreos. El esfuerzo en cada localidad de muestreo también fue diverso, empleándose mayor cantidad de tiempo en localidades en las que se buscaban fases larvarias de especies interesantes/desconocidas en esos estadios (oscilando los tiempos entre 45-90 minutos por punto de muestreo).

Para la recolección de adultos, se utilizaron dos métodos: uso de red entomológica, tanto para manguear en vegetación como para obtener individuos volando (Fig. X-A); y trampas de luz para recolectar la fauna nocturna (Fig. X-B, X-C, X-D) (Agnew, 1983; Southwood, 1992). Dichas trampas de luz constan de focos de luz blanca, luz ultravioleta y/o LEDs, para captar a especies que sean atraídas tanto por luz blanca como por luz ultravioleta, sobre superficies de color blanco o claro para reflejar dichas luces (sábanas o paredes de ese color). Los individuos que eran atraídos por este medio eran recogidos directamente en botes o mangueados si estaban volando alrededor de las trampas.

Por su parte, las fases larvarias son mucho más complicadas de localizar y recolectar (especialmente aquellas que no construyen trampas de caída). Solamente las especies que construyen trampas de caída en forma de cono son fácilmente recogidas mediante el uso de cedazos (Fig. XI, XII-A), embudos (Fig. XII-C), o directamente con las manos. Sin embargo, las larvas que no fabrican trampas de caída tuvieron que ser recolectadas mediante diversos métodos, algunos de ellos novedosos, dependiendo principalmente del hábitat donde se realizara el esfuerzo; en concreto de si eran ambientes en arena, bajo piedras, en cuevas o entre hojarasca. En los árboles, pese a que se realizaron búsquedas de ejemplares bien en el tronco, en la corteza o entre las hojas, no se encontraron larvas de ninguna especie ibero-baleárica. Tanto en los muestreos entre hojarasca, como en arena de profundidad mayor a un centímetro, se utilizaron los cedazos (Fig. XI, XII-A), en los que se depositaban los restos vegetales o arena recogidos y se cribaba (eliminando arena fina, restos orgánicos pequeños,

pedras, polvo, etc.), siendo estudiado el material sobrante de encima del cedazo (Fig. XI-D). Sin embargo, tanto bajo piedras como en zonas arenosas de muy pequeña profundidad, o donde no podían emplearse cedazos o embudos, se utilizaron pequeñas brochas de pintura y brochas para afeitar (Fig. XII-B): el método consistió en mover suavemente las capas más superficiales de arena, polvo o restos orgánicos, dejando al descubierto lo que hubiera bajo estas primeras capas. Si en ese lugar se encontraban ejemplares en fase larvaria, eran rápidamente detectados bien por su movimiento, bien porque al retirar la zona superficial del sustrato quedaban perfectamente visibles. Este método resultó ser de extrema utilidad sobre todo en algunos hábitats de difícil acceso (pequeñas oquedades, en zonas de cuevas, etc.).



Figura X. A: el autor, manguendo un árbol (*Quercus ilex* Linnaeus, 1753) en busca de ejemplares adultos. B-D: el autor, utilizando trampas de luz para atraer imagos de actividad nocturna.

La búsqueda de larvas se realizó en lugares extremadamente diversos debido al desconocimiento inicial de los hábitats de las especies en sus fases inmaduras: orillas de ríos, bajo rocas, en dunas, entre raíces de plantas, en árboles, cuevas y pequeñas oquedades en taludes o paredes rocosas (ver hábitat de las fases larvarias de cada especie en Capítulo 3, en Resultados y Discusiones).

III.4 Conservación y cría de los ejemplares en el laboratorio.

Los ejemplares tanto en fase adulta como larvaria fueron recolectados directamente en la Naturaleza, y la forma de conservarlos fue diversa.

Cuando se obtuvieron adultos, estos se transportaban vivos en botes hasta la Universidad Complutense. Una vez allí, se determinaban la especie y el sexo, registrando tanto los datos de captura como de identificación. En el caso de que los individuos fueran hembras, estos eran mantenidos en recipientes de plástico de tamaño adecuado, permitiendo el paso de aire mediante la colocación de una malla en la tapa, con una pequeña capa de arena en el fondo, con ramitas y/o piedras; todo ello con el fin de poder obtener sus puestas.



Figura XI. A-B: el autor, cribando arena con ayuda de un cedazo en busca de larvas. C: el autor recolectando larvas localizadas tras quitar las primeras capas de polvo del sustrato mediante el uso de pequeñas brochas. D: restos de materiales sobre un cedazo tras realizar una criba de arena, mostrando dos ejemplares larvarios (asterisco).

Por su parte, tanto los machos, como las hembras una vez fallecidas, eran conservados en tubos de cristal con alcohol de 70°-80° (Fig. XII-D). Este método se utilizaba para las especies muy comunes, o si interesaba mantenerlos en este medio para futuros estudios moleculares. La conservación de ejemplares en seco, se realizó con especies de un interés especial (por el escaso número de individuos disponibles para su estudio), o para realizar fotografías y retratar sus alas extendidas. Para ello se utilizaron planchas entomológicas donde se extendían las alas, y alfileres, siguiendo el método explicado en Agnew (1983).

Las fases larvarias recolectadas siempre eran conservadas en vivo. Se trasladaban al laboratorio de la Universidad Complutense de Madrid en tubos de plástico o vidrio rellenos con sustrato arenoso y tapados con algodón u otras superficies porosas (Acevedo *et al.*, 2013, 2014). Una vez en el laboratorio, se introducían en recipientes más grandes y acordes al tamaño de cada larva (Fig. XII-E, XII-F), rellenos de arena de grano muy fino hasta más o menos la tercera parte de la altura del recipiente, donde eran criadas (Acevedo *et al.*, 2013, 2014; Badano y Pantaleoni, 2014). Solamente una vez identificadas, o si eran ejemplares necesarios para otros estudios (estudios morfológicos, microscopía electrónica, o μ CT), eran

sacrificadas utilizando antes acetato de etilo para anestesiarnos, e introduciendo después los ejemplares en alcohol de 70°-80°. Para los ejemplares utilizados en microscopía electrónica que se encontraban en fresco, se utilizó acetato de etilo para anestesiarnos y sacrificarlos, y se les fijó en glutaraldehído 2,5 % y paraformaldehído 4 % en PBS 0,1 M (ver apartado III.6.2). Las larvas se criaban hasta tercer estadio o, si se necesitaba conocer su identificación, hasta llegar a adultos. Los imagos obtenidos a partir de larvas eran conservados de la misma forma que los adultos obtenidos directamente de los muestreos.



Figura XII. A-C: diferentes utensilios utilizados para el muestreo y cultivo de las fases larvianas. A: cedazo para filtrar arenas de tamaño de grano medio; B: brochas de afeitar y pintar para limpiar las primeras capas finas del sustrato; C: pequeño embudo para filtrar arena de grano fino. D: botes de cristal rellenos de alcohol, utilizados para conservar imagos; imagos ex larvas junto con las exuvias del último estadio larvario y de la pupa, y el meconio; o larvas. E-F: diferentes recipientes donde criar los ejemplares larvianos; E: recipientes redondeados de plástico de aproximadamente 10 cm. de diámetro para criar las especies de mayor tamaño, con tapadera para evitar que se escapen; F: botes de plástico, y vaso de cristal en el centro para criar las especies medianas y pequeñas, junto a dos botes de cristal rellenos de alcohol para guardar exuvias de primer y segundo estadio larvario.

Para la cría de larvas, las condiciones eran las del laboratorio, con temperaturas ambiente entre 13-32 ° C., según meses del año. Los recipientes utilizados (Fig. XII-E, XII-F) eran de diferente volumen acorde con el tamaño de los ejemplares, siendo los de mayor volumen los utilizados para las especies *Acanthaclisis occitanica* (Villers, 1789) y *Synclisis baetica* (Rambur, 1842) (Fig. XII-E). Estos recipientes eran vaciados y estudiados periódicamente, una vez por semana, para filtrar su sustrato y eliminar tanto restos orgánicos de sus presas como las excreciones de las propias larvas, con el fin de evitar acumulación de sustancias que pudieran interferir en el comportamiento de los ejemplares o producir alguna posible intoxicación. Asimismo, durante el filtrado se aprovechaba para comprobar cómo se encontraba cada larva y realizar así un seguimiento de sus estados, posibles mudas, pupaciones o fallecimientos. Para algunas especies, capaces de trepar, fue necesaria la colocación de una tapadera sobre su recipiente para evitar su escape.

La alimentación de cada larva se realizó acorde con el tamaño de la especie y del estadio larvario en que se encontrara. Así, a los primeros estadios de todas las especies se les alimentó principalmente con pulgones (Hemiptera, Aphididae), exceptuando a los primeros estadios de *Acanthaclisis occitanica* (Villers, 1789) y *Synclisis baetica* (Rambur, 1842), a los que se suministró el mismo tipo de presas que las de los últimos estadios. A los segundos y terceros estadios larvarios, independientemente de la especie, y aunque de forma acorde con su tamaño, se les suministró una gran variedad de presas: larvas de todos los estadios del coleóptero tenebriónido *Tenebrio molitor* (Linnaeus, 1758), pececillos de plata (*Lepisma saccharina* (Linnaeus, 1758) y *Ctenolepisma* Escherich, 1905), cucarachas del género *Ectobius* Stephens, 1835, termitas de la especie *Kaloterme flavicollis* (Fabricius, 1793), y, en especial, hormigas de la especie *Messor barbarus* (Linnaeus, 1767), que se recolectaban al menos dos veces por semana. Según algunas observaciones de campo, algunas de ellas son además presas naturales (Acevedo *et al.*, 2014).

III.5 Material estudiado.

Los estudios de la presente Tesis Doctoral están basados en material recolectado en la Península Ibérica e Islas Baleares, tanto en muestreos realizados durante el período de estudio, como material previamente recolectado en la zona y depositado en la colección de Víctor J. Monserrat en la Cátedra de Entomología de la Universidad Complutense de Madrid. Dicho material corresponde en su inmensa mayoría a ejemplares recolectados desde el año 1977 hasta la actualidad especialmente por Víctor J. Monserrat, aunque también existe material donado por otros recolectores.

Los ejemplares estudiados en fase de imago que han sido recolectados para la realización de este trabajo han sido previamente publicados en su mayoría (Monserrat y Acevedo, 2011, 2013). Todos ellos están depositados en la colección de Entomología de la Universidad Complutense de Madrid, siendo 533 el número de ejemplares adultos recolectados en los muestreos durante la elaboración de este estudio. También se estudiaron y compararon el resto de ejemplares depositados en esta colección, todos datos ya publicados (ver trabajos de Monserrat, y Monserrat y Díaz-Aranda en VI. Bibliografía), así como algunos ejemplares del Museo Nacional de Ciencias Naturales (también publicados). El total asciende a 4.660 especímenes estudiados. Puesto que han sido ya publicados, en este trabajo no vamos a indicar de nuevo los datos de ese material. Tan sólo se anota en el Capítulo 2 de Resultados y Discusiones el material estudiado en fase de imagos que es completamente inédito.

En cuanto a las fases larvarias, no sólo se ha estudiado el material recolectado durante estos años, sino también todos los ejemplares depositados en la colección de Entomología de la Universidad Complutense de Madrid, entre los que ninguno estaba previamente identificado. Algunos ejemplares larvarios de las especies descritas durante la realización de la Tesis ya han sido publicados (Monserrat y Acevedo, 2011, 2013; Acevedo *et al.*, 2013, 2014; Badano *et al.*, 2014, 2016). Aun así, en el Capítulo 3 de Resultados y Discusiones se detalla todo el material estudiado en estadios larvarios de la familia Myrmeleontidae de la Península Ibérica e Islas Baleares para cada especie.

III.6 Estudio de los ejemplares.

Puesto que se han examinado ejemplares, tanto adultos como especialmente larvas, con diferentes pretensiones, se han empleado diferentes técnicas, y para los diversos objetivos, se detallan a continuación los métodos y técnicas empleados.

III.6.1 Estudio general a microscopía óptica y fotografía.

El estudio de la morfología general, tanto de los adultos como de las larvas, mediante microscopía óptica se llevó a cabo utilizando las lupas/estereomicroscopios: Zeiss® STEMI-SV8 y Olympus® SZX7.

Las medidas de las alas de los adultos fueron tomadas desde el origen de la base alar hasta el ápice, tanto de las alas anteriores como de las posteriores. Para ello se utilizó un calibre automático con ayuda de un micrométrico. Se siguió el método empleado en Pantaleoni *et al.* (2010).

Para fotografiar los adultos, se utilizó una cámara Canon® 5D Mark II, con objetivo Canon® 100 macro 1:2'8 USM, longitud focal 100 mm, enfoque y exposición manual, velocidad de obturación 125, diafragma 9.0, ISO 100, y balance de blancos manual (adaptado para luz de flash de estudio). Se realizaron fotografías del cuerpo en vista dorsal de todas las especies presentes en la zona de estudio. Además, se realizaron otras fotografías para mostrar los detalles de caracteres identificativos de algunos géneros y especies: dorsales del tórax en el género *Myrmeleon* Linnaeus, 1967, laterales del abdomen en los géneros *Palpares* Rambur, 1842 y *Neuroleon* Navás, 1909, y fotografías de las patas para diferenciar entre sí los géneros *Nemoleon* Navás, 1909, *Macronemurus* Costa, 1855, *Distoleon* Banks, 1910, *Neuroleon* Navás, 1909, *Megistopus* Rambur, 1842, y *Gymnocnemia* Schneider, 1845. También se realizaron algunas fotografías para mostrar detalles de la morfología general de los adultos de la familia, como la foto frontal de la cabeza de la especie *Myrmeleon formicarius* Linnaeus, 1967, o las del extremo del abdomen de *Acanthacalis occitanica* (Villers, 1789) y *Myrmecaelurus trigrammus* (Pallas, 1771). Todas fueron realizadas con ejemplares conservados en seco, colocando cada individuo fotografiado acorde con el tipo de foto y el detalle que se buscaba. Para la realización de estas fotografías, se contó con el fotógrafo Christian Lobo.

Los ejemplares larvarios fueron medidos con un micrómetro acoplado a una lente y a través del estereomicroscopio Olympus® SZX7. Las larvas se fotografiaron siguiendo a Acevedo *et al.* (2013, 2014) y Badano y Pantaleoni (2014) para realizar las imágenes del *habitus* dorsal, ventral y lateral. Para llevar a cabo el proceso de fotografiado, los ejemplares se mantuvieron en una placa de Petri cristalina rellena de alcohol de 70°. Con la misma cámara que para los imagos (Canon® 5D Mark II, con objetivo Canon® 100 macro 1:2'8 USM, longitud focal 100 mm, enfoque y exposición manual, velocidad de obturación 125, diafragma 9.0, ISO 100, y balance de blancos manual adaptado para luz de flash de estudio), y en colaboración con el fotógrafo Christian Lobo, se fotografiaron las especies *Distoleon annulatus* (Klug, 1834), *Neuroleon nemausensis* (Borkhausen, 1791), *Neuroleon egenus* (Navás, 1915), *Neuroleon ochreateus* (Navás, 1904), *Megistopus flavicornis* (Rossi, 1790), *Gymnocnemia variegata* (Schneider, 1845), *Acanthacalis occitánica* (Villers, 1789), *Synclisis baetica* (Rambur, 1842), *Myrmeleon formicarius* Linnaeus, 1767, *Myrmeleon hyalinus* Olivier, 1811 y *Myrmeleon almohadarum* Badano, Acevedo,

Pantaleoni y Monserrat, 2016. Durante la estancia en el ISE-CNR de Cerdeña, se pudieron fotografiar, mediante un estereomicroscopio Leica® MZ16 equipado con una cámara digital Leica® DFC320, elaborando dichas fotografías con el software de aplicación LAS (Leica® Application Suite) Version 2.5.0 R1, las especies: *Palpares libelluloides* (Linnaeus, 1764), *Creoleon lugdunensis* (Villers, 1789), *Creoleon aegyptiacus* (Rambur, 1842), *Myrmecaelurus trigrammus* (Pallas, 1771), *Myrmeleon gerlindae* Hölzel, 1974 y *Euroleon nostras* (Geoffroy en Fourcroy, 1785). Por último, las especies *Distoleon annulatus*, *Distoleon tetragrammicus* (Fabricius, 1798), *Solter liber* Navás, 1912 y *Tricholeon relictus* Hölzel y Monserrat, 2002 fueron fotografiadas para su publicación como se indica en Acevedo *et al.* (2013, 2014) y Badano *et al.* (2014); y las especies *Palpares libelluloides* (sólo lateral), *Nemoleon notatus* (Rambur, 1842), *Neuroleon arenarius* (Navás, 1904), *Gymnocnemia variegata* (lateral y ventral) y *Myrmeleon inconspicuus* Rambur, 1842, fueron fotografiadas y publicadas por Badano y Pantaleoni (2014), dando estos autores su permiso para reproducirlas en este trabajo.

Además se grabaron los métodos de caza de la mayoría de las larvas de las especies estudiadas con una cámara de vídeo HD Sony HDR-CX290.

III.6.1.1 Morfología e información de los adultos.

El objetivo principal de este trabajo no es la descripción de los estados adultos de las especies, debido a que se han estudiado en múltiples ocasiones (ver Monserrat y Acevedo, 2013). No obstante, se da una descripción detallada de la morfología general de los imagos, con información de los caracteres más importantes taxonómicamente y la estandarización de la nomenclatura de las diferentes estructuras en castellano (Capítulo 1 de Resultados y Discusiones), así como una clave para identificar los ejemplares de cada especie (Capítulo 2 de Resultados y Discusiones). También se aportan las medidas alares de cada especie, con los máximos y mínimos para cada sexo y para cada especie. Se describen con detalle los adultos de la especie *Myrmeleon almohadarum* (Badano *et al.*, 2016b), descrita durante el desarrollo de la presente Tesis.

En el Capítulo 1 de Resultados y Discusiones, se detalla la morfología general de los adultos, y en el Capítulo 2 está recogida e ilustrada la información sobre la identificación de las especies ibero-baleáricas y sus medidas alares comentadas.

III.6.1.2 Morfología larvaria.

La morfología de las fases larvarias ha sido estudiada con detalle, y se han empleado algunos caracteres novedosos en sus descripciones que no se habían tenido en cuenta en descripciones de estas larvas anteriores al período de realización de esta Tesis. Se ha seguido la nomenclatura empleada por Acevedo *et al.* (2013, 2014), Badano *et al.* (2014) y Badano y Pantaleoni (2014). Se han utilizado larvas en el tercer estadio, debido a que los dos estadios anteriores no difieren en caracteres generales respecto al tercero, pero sus caracteres no están suficientemente definidos y son más difíciles de visualizar debido a su tamaño.

Se aporta una descripción morfológica de las larvas de esta familia, donde se detallan la terminología utilizada y los caracteres más importantes de cada región del cuerpo para identificarlas. También se han realizado claves a nivel genérico y

específico, y se ha realizado la descripción de todas las especies que han podido identificarse (ver Capítulo 3 de Resultados y Discusiones). Los datos de los ejemplares estudiados aparecen en la descripción de cada especie (Capítulo 3 de Resultados y Discusiones).

III.6.1.3. Otros datos.

Se ha recopilado la información de las citas de cada especie en la Península Ibérica e Islas Baleares, tanto de sinonimias de las diferentes combinaciones nomenclaturiales bajo las que han sido citadas (solamente se han tenido en cuenta aquellas sinonimias que afectan a la fauna ibero-baleárica), así como de su denominación actualmente aceptada, indicándose para cada especie las citas existentes anotadas en orden cronológico, así como las citas de sus sinonimias también en orden cronológico. Se han aportado los mapas de distribución geográfica de cada especie en la Península Ibérica e Islas Baleares, siguiendo el método anotado en el apartado III.8. La distribución general también se comenta en cada especie. Por último, también se da información sobre las fenologías y altitudes donde se han recolectado las especies en este territorio. Toda esta información está recogida en el Capítulo 2 de Resultados y Discusiones.

Aparte de los estudios de larvas y adultos, también se han medido los diámetros de los capullos esféricos que fabrican las larvas de cada especie durante la pupación. Se aportan estos datos en el Capítulo 3 de Resultados y Discusiones.

Otros datos que se estudiaron y se comentan son los tiempos de desarrollo larvario de cada especie. Pese a que en la mayoría de los casos no se tomaron desde que las larvas son neonatas hasta la pupación o aparición de los imagos, sí podrían ser indicativos y aportar información útil. Esta información aparece en el Capítulo 3 de Resultados y Discusiones.

Además, se han obtenido durante la cría de ejemplares larvarios algunos parasitoides. La información sobre las especies obtenidas se aporta en el Capítulo 3 de Resultados y Discusiones.

III.6.2. Microscopía electrónica.

III.6.2.1 Preparación de muestras.

Se realizó un estudio a nivel microscópico de la morfología externa y de la setación tegumentaria y otras estructuras externas de las larvas de la familia Myrmeleontidae utilizando microscopía electrónica de barrido (SEM) en el Centro Nacional de Microscopía Electrónica de la U. C. M. Los ejemplares utilizados se encontraban o bien en vivo/fresco, o en alcohol de 75°, o bien en alcohol de 75° junto con glicerina (ver tabla I). Los ejemplares en vivo, fueron sacrificados previamente utilizando acetato de etilo para anestesiarnos. Los ejemplares que estaban conservados en alcohol con glicerina, fueron previamente lavados con agua y luego en concentraciones crecientes de alcohol desde 30 % hasta 75 %, aunque esta sustancia no siempre pudo ser bien eliminada y esto perjudicó algunas imágenes obtenidas. Antes de proceder al protocolo que se explica a continuación, los ejemplares fueron tratados con ultrasonidos durante un minuto, para tratar de eliminar los restos de

glicerina o de materia que tuvieran adheridos a su tegumento sin dañar o romper ninguna estructura corporal.

Se siguió el mismo protocolo indicado en los trabajos de Devetak *et al.* (2010a, 2010b, 2013). Todos los ejemplares fueron fijados en glutaraldehído al 2.5 % y paraformaldehído al 4 % en solución PBS 0.1 M (con pH 7-7,1) durante 24 horas a temperatura ambiente. Posteriormente, se lavaron en un buffer de Osmio diluido al 1 % en agua durante 90 minutos, y a partir de ahí se deshidrataron mediante soluciones crecientes de etanol. Para la deshidratación, se realizaron dos pasos por dilución de una hora de duración cada paso, comenzando en alcohol al 30 %, e incrementado un 10 % la concentración cada cambio de dilución hasta llegar a alcohol 100 % (en total, 15 pasos hasta llegar al 100 %); exceptuando en alcohol de 70% donde se mantuvieron durante una noche, siendo este paso el único de más de una hora de duración, y debido simplemente al horario de trabajo. Tras dejar el material en alcohol absoluto, se mantenía así al menos 24 horas, y posteriormente eran llevados al Centro Nacional de Microscopía Electrónica de la U. C. M. donde, siguiendo el protocolo habitual, se les realizaba el punto crítico. Después, eran montados en placas metálicas con cinta adhesiva para proceder a ser bañadas con oro. Tras esto, las especies fueron estudiadas y fotografiadas utilizando el microscopio de escáner electrónico JEOL JSM 6400 a 15-20 kV. Además, las medidas obtenidas y la escala fueron tomadas directamente desde el software de este microscopio.

III.6.2.2. Material estudiado en microscopía electrónica.

Las especies estudiadas, así como el número de ejemplares, fecha, provincia y localidad de recolección, y el medio en que se encontraban los ejemplares antes de proceder a su fijación para su estudio en microscopía electrónica, aparecen en la tabla I. Estos ejemplares también están anotados en el material estudiado del Capítulo 3 de Resultados y Discusiones. En la columna de conservación, el medio de conservación en que se encontraban los ejemplares era normalmente en alcohol, y se indica con asterisco (*) o almohadilla (#) en caso de que se encontraran en alcohol y glicerina, o en fresco.

Tabla I. Material estudiado mediante microscopía electrónica. Se indican: el nombre de la especie; el número de ejemplares empleado de cada especie; los datos del lugar, fecha, número de individuos y recolector de cada ejemplar; y el medio de conservación del material.

Especie	Número de ejemplares estudiados	Lugar/fecha de recolección	Conservación
<i>Tricholeon relictus</i> Hölzel y Monserrat, 2002	2	Granada: La Herradura, 8.VII.2013. 2 ejemplares, F. Acevedo, V. J. Monserrat y D. Badano legs.	Alcohol 70°
<i>Creoleon lugdunensis</i> (Villers, 1789)	2	Italia, Portici, NA. VI.2011, ex ovo. 1 ejemplar, E. Labriolo leg.; Madrid: Escorial, La Herrería, 14.6.2011, 1 ejemplar*, F. Acevedo leg.	Alcohol 70°; *Alcohol 70° + glicerina
<i>Creoleon aegyptiacus</i> Rambur, 1842	4	Almería: Amoladeras, 15.VI.2013, 2 ejemplares; 6.VII.2013, 2 ejemplares#, F. Acevedo, V. J. Monserrat y D. Badano legs.	Alcohol 70°; # en fresco
<i>Macronemurus appendiculatus</i> (Latreille, 1807)	1	Italia, Cerdeña, Sassari, Alghero, Capo Caccia, 13.V.2012, 1 ejemplar, R. A. Pantaleoni y D. Badano legs	Alcohol 70°

Especie	Número de ejemplares estudiados	Lugar/fecha de recolección	Conservación
<i>Distoleon annulatus</i> (Klug, 1834)	2	Almería, La Torta, San José, 5.VII.2013, 2 ejemplares, F. Acevedo, V. J. Monserrat y D. Badano legs.	Alcohol 70°
<i>Distoleon tetragrammicus</i> (Fabricius, 1798)	2	France, Gard, Genirac, 29.8.2011, 1 ejemplar, D. Badano leg.; Barcelona: San Margall, 20.VII.1989, 1 ejemplar*, J. A. Barrientos leg.	Alcohol 70°; *Alcohol 70°+ glicerina
<i>Neuroleon arenarius</i> (Navás, 1904)	1	Cádiz: Estación de la Almoraima, 25.V.2012, 1 ejemplar, F. Acevedo y V. J. Monserrat legs.	Alcohol 70°
<i>Neuroleon egenus</i> (Navás, 1915)	4	Cádiz: Los Alcornocales, 21.VI.2012, 2 ejemplares, F. Acevedo y V. J. Monserrat legs.; Ciudad Real: Navas de Estena, P.N. Cabañeros, 8.VI.2012, 2 ejemplares, F. Acevedo leg.	Alcohol 70°
<i>Neuroleon nemausiensis</i> (Borkhausen, 1791)	2	Italia, Cerdeña, Sassari:Alghero, Capo Caccia, 14.IX.2010, 1 ejemplar, D. Badano leg.; Granada: La Herradura, 9.VII.2013, 1 ejemplar, F. Acevedo, V. J. Monserrat y D. Badano legs.	Alcohol 70°
<i>Neuroleon ochreatus</i> (Navás, 1904)	3	Alicante: El Pinet, 18.VII.2013, 2 ejemplares, F. Acevedo leg.	En fresco
<i>Megistopus flavicornis</i> (Rossi, 1790)	3	Ciudad Real: Boquerón del Estena, P. N. Cabañeros, 29.VII.2014, 2 ejemplares + 1ejemplar#, F. Acevedo leg.	Alcohol 70°; # en fresco
<i>Gymnocnemis variegata</i> (Schneider, 1845)	4	Granada: Cerro Gordo, 21.IV.2011, 2 ejemplares, F. Acevedo y V. J. Monserrat legs.; Huesca: Parzán, 16.VIII.1978, 1 ejemplar*, V. J. Monserrat leg.; Cádiz: Los Alcornocales, 7.IV.2015, 1 ejemplar#, F. Acevedo leg.	Alcohol 70°; *Alcohol 70°+ glicerina; # en fresco
<i>Myrmecaelurus trigrammus</i> (Pallas, 1771)	4	Almería: Playa de los Genoveses, San José, 16.VI.2013, 2 ejemplares, F. Acevedo leg.; 6.VII.2013, 2 ejemplares, F. Acevedo, V. J. Monserrat y D. Badano legs.#	Alcohol 70°; # en fresco
<i>Solter liber</i> Navás, 1912	1	Almería: Rambla Oasis, Tabernas, 15.VI.2013, 1 ejemplar, F. Acevedo leg.	Alcohol 70°
<i>Acanthaclisis occitanica</i> (Villers, 1789)	4	Almería: Retamar, 12.VII.2012, 2 ejemplares, F. Acevedo leg.; Rambla Torregarcía, 15.VI.2013, 1 ejemplar, F. Acevedo leg.; San José, Playa de los Genoveses, 6.VII.2013, 1 ejemplar, F. Acevedo, V. J. Monserrat y D. Badano legs.	Alcohol 70°
<i>Synclisis baetica</i> (Rambur, 1842)	4	Murcia: Playa de Calblanque, 20.IX.1995, 1 ejemplar*, V. J. Monserrat leg.; Almería, Rambla Morales, 14.IX.2014, 1 ejemplar, F. Acevedo leg.; Rodalquilar, El Playazo,	Alcohol 70°; *Alcohol 70° + glicerina

Especie	Número de ejemplares estudiados	Lugar/fecha de recolección	Conservación
		12.VII.2014, 1 ejemplar, F. Acevedo leg.	
<i>Myrmeleon formicarius</i> Linnaeus, 1767	4	Madrid: Abantos, 4.VII.2012, 2 ejemplares, F. Acevedo leg.; 29.6.2013, 1 ejemplar, F. Acevedo leg.	Alcohol 70°
<i>Myrmeleon gerlindae</i> Hölzel, 1974	2	Huelva: Arroyo Julianejo, 24.V.2012, 1 ejemplar, F. Acevedo y V. J. Monserrat legs.; Granada: La Herradura, Cerro Gordo, 2.IX.2000, 1 ejemplar*, V. J. Monserrat leg.	Alcohol 70°; *Alcohol 70° + glicerina
<i>Myrmeleon inconspicuus</i> Rambur, 1842	4	Ciudad Real: El Chorro, P. N. Cabañeros, 20.VI.2014, 2 ejemplares#, F. Acevedo leg.; Huelva: Punta Umbría, 24.V.2012, 2 ejemplares, F. Acevedo y V. J. Monserrat legs.	Alcohol 70°; # en fresco
<i>Myrmeleon hyalinus</i> Olivier, 1811	6	Almería: Rambla Torregarcía, 14.VI.2012, 2 ejemplares*, F. Acevedo leg.; Amoladeras, 11.VII.2014, 2 ejemplares, F. Acevedo leg.; Rodalquilar, El Playazo, 11.VII.2014, 2 ejemplares, F. Acevedo leg.	Alcohol 70°; *Alcohol 70° + glicerina
<i>Myrmeleon almoharadum</i> sp. Badano, Acevedo, Pantaleoni y Monserrat, 2016	3	Cádiz: Las Cañillas, 25.V.2012, 2 ejemplares, F. Acevedo y V. J. Monserrat legs.; Cádiz: Bolonia, 24.V.2012, 1 ejemplar, F. Acevedo y V. J. Monserrat legs.	Alcohol 70°
<i>Euroleon nostras</i> (Geoffroy en Fourcroy, 1785)	3	Guadalajara: Zaorejas, 24.VIII.2013, 3 ejemplares, F. Acevedo leg.	Alcohol 70°

III.6.2.3. Estructuras estudiadas en microscopía electrónica.

El estudio de larvas mediante esta técnica se enfocó principalmente a su quetotaxia y otras estructuras sensoriales cuticulares, además de para confirmar los detalles estudiados de la morfología general. Se sigue la nomenclatura aportada por Zarachuk (1985) y Lipovsek *et al.* (2009) para la quetotaxia, aunque con modificaciones (ver Capítulos 1, 3 y 4 de Resultados y Discusiones). Además, se ha detallado la ornamentación de la superficie de las distintas setas, incluyendo la presencia de surcos que forman líneas longitudinales, y la denticulación presente y su densidad, siguiendo a Cesaroni *et al.* (2010), aunque añadiendo información sobre la forma de los dentículos. Las setas, otras sensilas y tipos de órganos sensoriales cuticulares encontrados se describen e ilustran en los Capítulos 1, 3 y 4 de Resultados y Discusiones.

III.6.3. Microtomografía computarizada de alta definición.

Como complemento al estudio de la morfología larvaria, tanto mediante microscopía óptica como electrónica, se ha analizado la anatomía interna de las larvas de Myrmeleontidae utilizando la novedosa técnica de la microtomografía

computarizada de alta definición (microCT o μ CT). El proceso técnico se llevó a cabo en la Universidad de Granada junto al equipo del Dr. Javier Alba-Tercedor, quién realizó escaneos de las larvas de la especie *Synclisis baetica* (Rambur, 1842). Posteriormente, se reconstruyeron los datos obtenidos mediante técnicas de reconstrucción en dos y tres dimensiones, y se estudiaron e interpretaron los resultados utilizando diversos software. Para este proceso completo se siguió el protocolo descrito en Alba-Tercedor (2014), y es comentado a continuación.

Además del estudio a partir de μ CT, se han realizado disecciones utilizando métodos tradicionales en las especies *S. baetica* y *Acanthaclisis occitanica* (Villers, 1789), para comparar los datos obtenidos.

La nomenclatura utilizada para la anatomía interna se basa en Gaumont (1976), New (1989) y Beutel *et al.* (2010a).

III.6.3.1. Material estudiado en microCT.

Se estudiaron dos ejemplares larvarios de *S. baetica* en tercer estadio. Los datos de captura son: España. Almería; Rodalquilar, El Playazo, 14. Julio. 2014., 2 larvas de tercer estadio, F. Acevedo leg.

La elección de esta especie es debida a su gran tamaño (aproximadamente 20 mm longitud corporal, 5 mm longitud de la cápsula cefálica y 4 mm longitud de las mandíbulas), y a su relativamente sencilla recolección. Todo ello hizo que se considerara idónea para estudiar con detalle sus órganos internos.

La conservación de los individuos fue en alcohol de 70°, en tubos de cristal de tamaño adecuado. De ese modo fueron enviados a la Universidad de Granada para su escaneo.

III.6.3.2. Preparación de las muestras, escaneo y reconstrucción.

Desde la Universidad de Granada, y según lo indicado por Alba-Tercedor (2014), se llevó a cabo todo el proceso desde la preparación de los ejemplares hasta su reconstrucción.

Lo primero que se realizó fue la deshidratación de las muestras en series de alcohol (desde 70° hasta 100°). Posteriormente, fueron colocadas en hexametildisilazano durante 24 horas, y por último secadas al aire. Una vez realizado esto, los ejemplares fueron fijados en tubos de plástico e inmovilizados con piezas de poliestireno para evitar vibraciones durante el proceso de escaneo.

El escaneo fue realizado con el microtomógrafo de alta resolución Skyscan 1172. Previamente al escaneo, se ajustaron los parámetros y voltaje adecuados y se colocó la muestra en posición bien centrada. Se realizaron varios escaneos a diferente resolución; estos procesos duraron más de 24 horas cada uno. Los datos de los escaneos son: 6.53 μ m. tamaño voxel, 53KV, 85A; 3.53 μ m. tamaño voxel, 53KV, 85A; 3.44 μ m. tamaño voxel, 53KV, 85A.

Una vez obtenido el escaneo original, utilizando el programa NRecon software, se reconstruyeron las imágenes. La unión de las diferentes líneas de cada parte del cuerpo tras el procesado es realizada automáticamente por el microtomógrafo. Sin

embargo, el escaneado aporta imágenes con muchas zonas sin unir o mal unidas, con ruido, etc. Utilizando el software mencionado, se realizó la mejora del contraste de las imágenes, la unión correcta de las líneas de las distintas partes del animal escaneado, la eliminación de ruido, la reorientación de las imágenes del ejemplar para facilitar su estudio, y la selección de toda la región corporal que se iba a estudiar, excluyendo los materiales de alrededor del animal que no pertenecían a este (fibras del poliestireno principalmente). Una vez hecho esto, se realizó la reconstrucción completa; esta reconstrucción final, que es automática, duró varias horas. Una vez finalizado, se realizó una nueva limpieza de las imágenes obtenidas utilizando el programa CTAnalyser Software, debido a que las imágenes del escaneado, una vez reconstruido, también necesitan ser visualizadas para eliminar el ruido y los posibles errores que se hayan producido en la reconstrucción automática. Tras la limpieza final con el CTAnalyser Software, ya se obtuvo un conjunto de imágenes listas para ser procesadas y para su reconstrucción.

III.6.3.3. Procesado de imágenes.

El procesado de imágenes se realizó con el programa CTVox (Alba-Tercedor, 2014), con el que se reconstruyó el escaneo en tres dimensiones. En colaboración con el doctor Alba-Tercedor de la Universidad de Granada, siendo manejados los diferentes software desde este lugar, se fue recorriendo el escaneo desde diferentes ángulos, con diferente iluminación y coloración (basándose en la densidad de los tejidos), para ir obteniendo las imágenes y vídeos en los que mejor se observaba cada región del animal. Estos estudios duraron un tiempo variable, entre tres y ocho horas cada uno. En 3D, se realizaron en total seis vídeos; y la suma de las imágenes obtenidas y estudiadas asciende a más de 5.500. Además, se realizaron las visualizaciones en 2D de cada escaneo mediante el programa DataViewer, con el fin de obtener cortes desde diferentes ángulos para comprobar la interpretación de la anatomía interna realizada previamente de los vídeos en 3D. Este programa permite colocar el escaneo del ejemplar en la posición que se desee, obteniendo una imagen de cada uno de los planos: xy, xz y zy, según se sitúen cada uno los ejes x, y, z en la reconstrucción del ejemplar completo. Moviendo los ejes, se obtuvieron las imágenes de los cortes virtuales deseados. Estas imágenes ascienden a más de 15.000.

Como se ha indicado, la diferente densidad de los tejidos internos del animal permite modificar la coloración de las imágenes según los requerimientos. Puede adaptarse y modificarse las veces que sea y permite, junto con la diferente iluminación que se puede emplear, visualizar las partes del cuerpo como mejor convenga.

Los resultados obtenidos se describen e ilustran en el Capítulo 5 de Resultados y Discusiones.

III.7. Base de datos.

En base a la información bibliográfica existente, y añadiendo todo el material de las colecciones comentadas y el que se ha ido recolectando y estudiando en el período de estudio, se ha creado una gran base de datos con todos estos registros de las especies de Myrmeleontidae en la Península Ibérica e Islas Baleares. Esta base de datos presenta actualmente un número de registros que asciende a 4.165 para la familia

Myrmeleontidae en la zona estudiada, donde cada registro representa una fila. Las columnas que tiene cada registro incluyen los siguientes datos (Fig. XIII):

- Especie: aquí aparece el nombre de la especie tal cuál ha sido citado en la bibliografía, incluyendo sinonimias y combinaciones diversas.
- Nombre utilizable: es el nombre de la especie actualmente aceptado.
- Individuos: número de ejemplares citados o recolectados.
- Sexo/larva: si es adulto, macho (M) o hembra (H); si es larva, L1, L2 o L3 según estadio.
- Día: día en que aparece citado en la bibliografía, o día de captura.
- Mes: mes en que aparece citado en la bibliografía, o mes de captura.
- Año: año en que aparece citado en la bibliografía, o año de captura.
- Recolector: nombre del recolector o recolectores.
- Determinador: nombre de la persona que identifica el material, o autor de la cita.
- Localidad/localidad en texto: lugar en que ha sido recolectado el material o en que aparece citado.
- Provincia: provincia en que ha sido recolectado el material.
- País: país (España, Andorra, Portugal o Gibraltar) en que ha sido recolectado el material.
- Coordenadas en texto: las coordenadas tal cuál aparecen en la bibliografía.
- UTM 10 km: coordenadas en UTM 10x10 km² de la localidad donde se ha citado/recolectado el material.
- Longitud: coordenadas geográficas de longitud (en decimales, 1x1 km) correspondientes a la localidad de recolección del material.
- Latitud: coordenadas geográficas de latitud (en decimales, 1x1 km) correspondientes a la localidad de recolección del material.
- Altitud: altitud de la localidad donde se ha citado/ recolectado el material.
- Fuente: según sea bibliografía, o datos inéditos si es material no publicado.
- Bibliografía: referencia bibliográfica de la cita.
- Año de publicación: año de publicación de la referencia bibliográfica.
- Tipo: si es material tipo o de la serie tipo.
- Planta hospedadora: si la recolección es ha realizado sobre alguna planta.
- Otros: otro tipo de información (ejemplo: si es una cita de adulto ex larva, aquí se indican la fecha de recolección de la larva y fecha de pupa).

III.8. Mapas de distribución geográfica general.

Los mapas de distribución de las especies fueron realizados con los datos de presencias de las especies tanto de ejemplares recolectados y depositados en la Universidad Complutense de Madrid y otras colecciones estudiadas, como de todos aquellos datos obtenidos durante este estudio, así como de la recopilación bibliográfica realizada. Todos estos datos están presentes en la base de datos de Myrmeleontidae creada (ver apartado III.7). Para la realización de estos mapas se utilizó el programa ArcMap® 10.0 de ArcGis® 10.0. Las coordenadas geográficas empleadas (longitud y latitud) fueron las incluidas en las tablas de presencia utilizadas en el programa; el fondo sobre el que se representaron es el mapa base ‘shaded relief’, incluido en los que aparecen por defecto en el programa utilizado; y se utilizaron delimitadores de países y provincias para España y Portugal en formato shapefile (.shp).

Se han tenido en cuenta todas las citas bibliográficas de especies inconfundibles por caracteres morfológicos externos, así como todos los datos de los géneros monoespecíficos en la Península Ibérica y Baleares. Sin embargo, se han descartado aquellas citas de géneros o especies problemáticas en cuanto a su identificación, o de géneros en los que nuevas especies han sido descritas de forma posterior a la referencia bibliográfica. Por ello, no se han tenido en cuenta para realizar los mapas de distribución citas de autores anteriores a 1950 en los géneros *Neuroleon*, *Creoleon* y *Myrmeleon*, sí en todas las especies del resto de géneros. Esto se debe a que se prefirió perder posibles presencias de alguna de estas especies a introducir información errónea.

Estos mapas reflejan la distribución de las especies, aunque no todos los puntos representados están en el lugar exacto, ya que la mayoría de las citas no daban las coordenadas exactas de localización de los ejemplares que citaban (ejemplo: Navás, 1902b cita *Macronemurus appendiculatus* de Sierra Nevada, Granada; este dato ha sido representado en el mapa, de forma aproximada, para dar a conocer su presencia en este Parque Nacional, pero al no dar las coordenadas exactas en la cita el punto exacto no es conocido). Los mapas de distribución se aportan en el Capítulo 2 de Resultados y Discusiones.

A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L
Especie	Nombre utiliz.	Individuo	Sexo/larva	Día	Mes	Año	Recolector	Determinador	Localidad en	Provincia	País
1375	Neuroleon nemaus	1 M		7	8		2011 Pagola, S.	Monserat, V. J.	Infia, Oka, Las Cam	Alava	España
1376	Creoleon lugdunensis	1 H		23	6	1990	Marín, F. y Monserat, V. J.	Monserat, V. J.	Alcaraz	Albacete	España
10089	Macronemurus app	2 M		23	6	1990	Marín, F. y Monserat, V. J.	Monserat, V. J.	Alcaraz	Albacete	España
20366	Myrmecaelurus trig	1 M		18	8	1990	Marín, F. y Monserat, V. J.	Monserat, V. J.	Pozo Cañada	Albacete	España
20367	Creagris plumbeus	1 M					Navás, L.	Navás, L.	Pozzoaia	Albacete	España
20368	Macronemurus app	1 M		21	7	1990	Marín, F. y Monserat, V. J.	Monserat, V. J.	Puerto del Barranc	Albacete	España
20369	Creoleon lugdunensis	1 H		31	7	1984	Monserat, V. J.	Monserat, V. J.	Riopar	Albacete	España
20370	Distoleon annulatus	1 H		10	8	1974	Menes, B.	Monserat, V. J.	Estói	Algarve	Portugal
20371	Acanthacis ocoit	1 H					Sanz	Monserat, V. J.	Figueira	Algarve	Portugal
20372	Neuroleon distichus	1 H		20	8	1974	Menes, B.	Monserat, V. J.	Pena	Algarve	Portugal
20373	Creoleon lugdunensis	2 H			6	1934	Andreu, J.	Monserat, V. J.	Abanilla	Alicante	España
20374	Macronemurus app	1 H			6	1934	Andreu, J.	Monserat, V. J.	Abanilla	Alicante	España
20375	Macronemurus app	2 M			6	1934	Andreu, J.	Monserat, V. J.	Abanilla	Alicante	España

Provincia	País	Coordenadas	UTM 10KM	Longitud	Latitud	Altitud	Fuente	Bibliografía	Año publicac	Tipo	Planta hospede	Otros
Albacete	España	30TVN1541	30TVN14	-2.82768	42.76249	805	Bibliografía	Monserat y Aceve	2013			
Albacete	España	30SVH4679	30SVH47	-2.49078	38.52756	900	Bibliografía	Marín y Monserat,	1991			
Albacete	España	30SVH4679	30SVH47	-2.49078	38.52756	900	Bibliografía	Marín y Monserat,	1991			
Albacete	España	30SXH1589	30SXH18	-1.68569	38.61175	850	Bibliografía	Marín y Monserat,	1991			
Albacete	España	30SXH1589	30SXH18	-1.68569	38.61175	850	Bibliografía	Marín y Monserat,	1991			
Albacete	España	30SVH5171	30SVH57	-2.37598	38.52706	1300	Bibliografía	Navás, 1904G	1904			
Albacete	España	30SVH5171	30SVH57	-2.37598	38.52706	1300	Bibliografía	Marín y Monserat,	1991			
Albacete	España	30SVH5171	30SVH57	-2.37598	38.52706	1300	Bibliografía	Monserat y Aceve	2013			
Algarve	Portugal	29SNE90	29SNE90	-7.53795	36.99191	90	Bibliografía	Monserat, 1995D	1995			
Algarve	Portugal	29TNE14	29TNE14	-8.83266	40.06024	40	Bibliografía	Monserat y Acevedo, 2011A				
Algarve	Portugal	29TNF97	29TNF97	-7.87537	41.22642	270	Bibliografía	Monserat, 1995D	1995			

Figura XIII. Detalle de la base de datos de excell para todo el material registrado en el estudio.

III.9. Métodos empleados en el estudio filogenético.

Se ha realizado una aproximación a la filogenia de la familia basada en especies ibero-baleáricas recolectadas durante esta tesis, así como algunas especies no presentes en la zona de estudio pero disponibles en el portal GenBank (NCBI: The National Center for Biotechnology). De las especies de las que se logró extraer material

genético, se secuenció el gen COI, por lo que lo indicado sobre la extracción de ADN, la amplificación de fragmentos de ADN por PCR y la secuenciación se refieren únicamente a ese gen. Esto es debido a que este gen presenta buena resolución para las relaciones entre especies (Brown y Yang, 2011), y puesto que se pretendía comprobar las relaciones entre las tribus, se decidió secuenciar este gen (aun así, se están intentando secuenciar los genes 28S ARNr y 16S ARNr, de momento sin éxito). Las secuencias de los fragmentos de los genes 16S ARNr, 18S ARNr y 28S ARNr utilizadas en el estudio fueron descargadas de GenBank. En total, se lograron secuenciar 16 especies íbero-baleáricas para el gen COI; y se utilizaron las secuencias disponibles en Gen Bank de otras 22 especies, de las cuales siete también se encuentran distribuidas en el territorio de estudio.

Asimismo, se realizó una matriz morfológica (incluyendo el carácter ecológico de fabricación de conos en sus fases larvarias, y el carácter biológico de tiempo de desarrollo) codificada con el software Mesquite ver. 3.0.1 (Maddison y Maddison, 2007). Esta matriz morfológica incluye 28 caracteres codificados para 40 especies (la especie *Tricholeon relictus* Hölzel y Monserrat, 2002 fue codificada por duplicado debido a que fue doblemente secuenciada, por ser una especie particularmente interesante y exclusiva en cuanto a su clasificación actual y su biogeografía). De los 28 caracteres codificados, 26 son caracteres binarios y dos multiestado.

De las 40 especies incluidas en el análisis, no se encontraron secuencias moleculares para dos especies, por lo que para estas especies sólo se dispone de la información morfológica codificada en la matriz: *Acanthaclisis occitanica* (Villers, 1789) (especie conocida de la zona de estudio de la que no se consiguió la amplificación de los genes estudiado) y *Dendroleon pantherinus* (Fabricius 1787) (especie no conocida de la Península Ibérica ni de Islas Baleares aunque muy próxima a *Tricholeon relictus*). Esto se realizó debido a que *Acanthaclisis occitanica* es la única de su género y pertenece a la misma tribu que *Synclisis baetica* (sí secuenciada); y *Dendroleon pantherinus*, pese a que no es conocida de momento de la fauna íbero-baleárica, pudo estudiarse morfológicamente tanto en su fase imago como de larva, y es de la misma tribu que *Tricholeon relictus*; de esta forma se analizaron dos especies de esas tribus.

III.9.1 Extracción ADN.

Se pulverizaron dos patas de cada ejemplar en un tubo con un émbolo después de haber sido criogenizadas en nitrógeno líquido. Posteriormente se añadieron 200 µl de la solución de extracción (Tris HCl pH 8.0 50 mM, EDTA 50 mM (Sigma Aldrich), Mercaptoetanol 0.1 M (Merck) y SDS 3% (Merck)) y 25 µl de proteinasa K (10 ug/ul) (Roche). La mezcla se incubó durante 10 minutos a 65°C. Posteriormente, se añadieron 100 µl de acetato potásico 5 M y se incubó la mezcla en hielo durante 10 minutos. Después se centrifugó a 12000 rpm, 4°C, durante 10 minutos, recolectando la fase acuosa. A ella se añadió un volumen de fenol: cloroformo: alcohol isoamílico (Merck) (25:24:1) y después de realizar una centrifugación (12000 rpm, 4°C, 10 minutos) se colectó la fase acuosa. Posteriormente, se añadieron 0.6 volúmenes de isopropanol frío y se incubó la mezcla a -20°C durante 30 minutos para precipitar el ADN. El ADN se recolectó por centrifugación (12000 rpm, 4°C, 5 minutos), lavando posteriormente el precipitado con etanol 70%. Por último, se dejó secar el pellet y se diluyó en TE (Tris HCl pH8 10 mM, EDTA 1 mM). Se determinó la concentración del ADN utilizando un espectrofotómetro (Nanodrop ND 1000).

III.9.2 Amplificación de fragmentos de ADN por PCR.

Las reacciones en cadena de la polimerasa (referidas desde aquí como PCR, por sus siglas en inglés, polymerase chain reaction) se llevaron a cabo usando 100 ng de ADN de los ejemplares en un volumen total de 25 µl que contenía: cebadores directo (F, del inglés forward) y reverso (R, del inglés reverse) 1 µM, MgCl₂ 1.5 mM, 50 µM de cada desoxinucleótido trifosfato (dNTPs), tampón de PCR 1x y 1.25 U de Taq polimerasa (PE Biosystems). Los cebadores utilizados fueron descritos previamente (Pantaleoni y Badano, 2012), siendo: F-5'-GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG-3' y R-5'-TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA-3'.

El programa de reacción que se usó, en el termociclador Thermal Cycler S1000 (Biorad), para la amplificación de las secuencias específicas consistió en un fase de desnaturalización inicial a 94°C durante 5 minutos, seguida de 35 ciclos de, cada uno de ellos consistente en una fase de desnaturalización a 94°C, 1 minuto; una fase de alineamiento a 50°C, 1 minuto; y una fase de extensión a 72°C 1'5 minutos. Cada una de las PCR terminó con un paso final de extensión a 72°C durante 10 minutos.

Tras la amplificación, se verificó la correcta amplificación de los fragmentos génicos mediante electroforesis en gel de agarosa, utilizando 5 µl del producto de reacción. Se emplearon geles de agarosa (agarose D-1 low EEO, Conda) al 1% en tampón de base tris, ácido bórico y EDTA (TBE: Tris-Borato-EDTA). Una vez terminada la electroforesis, los geles fueron teñidos en bromuro de etidio al 0,005% y examinados en el transiluminador Gel Doc XR+ (Bio Rad). El resto del producto de PCR fue secuenciado.

III.9.3 Secuenciación automática.

Los fragmentos amplificados por PCR fueron secuenciados en el Servicio de Secuenciación Sanger de la Unidad de Genómica (Fundación Parque Científico de Madrid), de la Universidad Complutense de Madrid con el secuenciador automático ABI PRISM 3730 DNA Analyzer (Applied Biosystems).

III.9.4. Material empleado en los análisis moleculares.

En la tabla II, se muestran las especies empleadas en el estudio, tanto aquellos utilizados para la secuenciación del gen COI, como los números de acceso correspondientes a las secuencias obtenidas a partir de GenBank. Además, se indican los genes utilizados para cada especie, así como, en su caso, la información de la recolección del ejemplar, la tribu en la que se clasifican las especies según Stange, 2004 (excepto *Solter liber*, considerada en esta tesis de la tribu Gepini), y, la referencia bibliográfica de procedencia de las secuencias de GenBank.

Tabla II. Material empleado en los análisis filogenéticos. Se indican: el nombre de la especie; los datos del lugar y fecha de recolección de cada ejemplar (si ha sido secuenciado durante este estudio); la subfamilia en la que se clasifica cada especie; la tribu en la que se clasifica cada especie; los genes secuenciados y/o analizados; el código de GeneBank de cada especie (si está ya publicado); y la referencia correspondiente del autor de la publicación de cada secuencia en GeneBank (si está ya publicado).

Especie	Lugar y fecha de recolección	Subfamilia en la que tradicionalmente se clasifican	Tribu en la que tradicionalmente se clasifican	Genes analizados	GenBank	Referencia
<i>Palpares libelluloides</i> (Linnaeus, 1764)	-	Palparinae	Palparini	COI 18S 16S	EU839755.1 EU815272.1 EU734888.1	Winterton <i>et al.</i> , 2010
<i>Palpares hispanus</i> Hagen, 1860	España. Cádiz, Los Alcornocales, 21.VI.2012	Palparinae	Palparini	COI	-	Este estudio
<i>Tricholeon relictus</i> Hölzel y Monserrat, 2002	España. Granada: La Herradura, Punta de La Mona, 31.VIII.2011	Myrmeleontinae	Dendroleontini	COI	-	Este estudio
<i>Tricholeon relictus</i> Hölzel y Monserrat, 2002	España. Granada: La Herradura, Punta de La Mona, 19.VIII.2011	Myrmeleontinae	Dendroleontini	COI	-	Este estudio
<i>Brachynemurus abdominalis</i> (Say, 1823)	-	Myrmeleontinae	Brachynemurini	COI	GU013631.1	Park <i>et al.</i> , 2010
<i>Brachynemurus sackeni</i> Hagen, 1888	-	Myrmeleontinae	Brachynemurini	COI	HQ386914.1	Wilson <i>et al.</i> , 2010
<i>Scotoleon yavapai</i> (Currie, 1903)	-	Myrmeleontinae	Brachynemurini	COI	HQ386931.1	Wilson <i>et al.</i> , 2010
<i>Nemoleon notatus</i> (Rambur, 1842)	España. Almería: Rambla Retamar, 14.VI.2013	Myrmeleontinae	Nemoleontini	COI	-	Este estudio
<i>Creoleon aegyptiacus</i> Rambur, 1842	España. Almería: Retamar, 11.VII.2014	Myrmeleontinae	Nemoleontini	COI	-	Este estudio

Espece	Lugar y fecha de recolección	Subfamilia en la que tradicionalmente se clasifican	Tribu en la que tradicionalmente se clasifican	Genes analizados	GenBank	Referencia
<i>Creoleon lugdunensis</i> (Villers, 1789)	España. Madrid: Hoyo de Manzanares, 18.VI.2014	Myrmeleontinae	Nemoleontini	COI	-	Este estudio
<i>Macronemurus appendiculatus</i> (Latreille, 1807)	España. Almería: Desierto Tabernas, 12.VII.2014	Myrmeleontinae	Nemoleontini	COI	-	Este estudio
<i>Distoleon annulatus</i> (Klug, 1834)	España. Almería: Rambla Retamar, 13.IX.2013	Myrmeleontinae	Nemoleontini	COI	-	Este estudio
<i>Distoleon tetragrammicus</i> (Fabricius, 1798)	-	Myrmeleontinae	Nemoleontini	COI 18S 16S 28S	JQ864078.1 KC312217.1 KC195855.1 KC312267.1	Pantaleoni y Badano, 2012
<i>Neuroleon arenarius</i> (Navás, 1904)	España. Almería: Sierra de Adra, 10.VII.2014	Myrmeleontinae	Nemoleontini	COI	-	Este estudio
<i>Neuroleon egenus</i> (Navás, 1915)	España. Ciudad Real: P. N. Cabañeros, Navas de Estena, 25.VII.2014	Myrmeleontinae	Nemoleontini	COI	-	Este estudio
<i>Neuroleon nemausiensis</i> (Borkhausen, 1791)	España. Granada: La Herradura, Punta de La Mona, 9.VII.2013	Myrmeleontinae	Nemoleontini	COI	-	Este estudio

Especie	Lugar y fecha de recolección	Subfamilia en la que tradicionalmente se clasifican	Tribu en la que tradicionalmente se clasifican	Genes analizados	GenBank	Referencia
<i>Neuroleon ochreatus</i> (Navás, 1904)	España. Ciudad Real: P. N. Cabañeros, Boquerón del Estena, 7.VIII.2014	Myrmeleontinae	Nemoleontini	COI	-	Este estudio
<i>Megistopus flavicornis</i> (Rossi, 1790)	España. Ciudad Real: P. N. Cabañeros, Boquerón del Estena, 8.VI.2012	Myrmeleontinae	Nemoleontini	COI	-	Este estudio
<i>Gymnocnemis variegata</i> (Schneider, 1845)	España. Granada: La Herradura, Cerro Gordo, 21.VI.2011	Myrmeleontinae	Nemoleontini	COI	-	Este estudio
<i>Myrmecaelurus trigrammus</i> (Pallas, 1771)	España. Granada: Cañar, 18.VII.2011	Myrmeleontinae	Myrmecaelurini	COI	-	Este estudio
<i>Solter liber</i> Navás, 1912	España. Almería: Rambla Roja, Tabernas, 18.VII.2011	Myrmeleontinae	Myrmecaelurini	COI	-	Este estudio
<i>Synclisis baetica</i> (Rambur, 1842)	España. Almería: Rambla Retamar, 13.IX.2013	Myrmeleontinae	Acanthaclisini	COI	-	Este estudio
<i>Myrmeleon formicarius</i> Linnaeus, 1767	-	Myrmeleontinae	Myrmeleontini	COI 18S 16S 28S	KF289780.1 AY620031.1 KF322013.1 KF321995.1	Schiaffino <i>et al.</i> unpublished; Haring y Aspöck, 2004 (solo 18S)

Especie	Lugar y fecha de recolección	Subfamilia en la que tradicionalmente se clasifican	Tribu en la que tradicionalmente se clasifican	Genes analizados	GenBank	Referencia
<i>Myrmeleon gerlindae</i> Hölzel, 1974	-	Myrmeleontinae	Myrmeleontini	COI 18S 16S 28S	KC182613.1 KC312213.1 KC195827.1 KC312237.1	Badano <i>et al.</i> unpublished;
<i>Myrmeleon inconspicuus</i> Rambur, 1842	-	Myrmeleontinae	Myrmeleontini	COI 18S 16S 28S	JQ864066.1 KC312183.1 KC195835.1 KC312244.1	Pantaleoni y Badano, 2012
<i>Myrmeleon hyalinus</i> Olivier, 1811	-	Myrmeleontinae	Myrmeleontini	COI 18S 16S 28S	KC182602.1 KC312202.1 KC195811.1 KC312221.1	Badano <i>et al.</i> unpublished
<i>Myrmeleon fasciatus</i> (Navás, 1914)	-	Myrmeleontinae	Myrmeleontini	COI 18S 16S 28S	KC182620.1 KC312216.1 KC195819.1 KC312266.1	Badano <i>et al.</i> unpublished
<i>Myrmeleon noacki</i> Ohm, 1965	-	Myrmeleontinae	Myrmeleontini	COI 18S 16S 28S	KC182611.1 KC312208.1 KC195825.1 KC312239.1	Badano <i>et al.</i> unpublished
<i>Myrmeleon bore</i> (Tjeder, 1941)	-	Myrmeleontinae	Myrmeleontini	COI 18S 16S 28S	KC182623.1 KC312193.1 KC195844.1 KC312262.1	Badano <i>et al.</i> unpublished

Especie	Lugar y fecha de recolección	Subfamilia en la que tradicionalmente se clasifican	Tribu en la que tradicionalmente se clasifican	Genes analizados	GenBank	Referencia
<i>Myrmeleon carolinus</i> Banks, 1943	-	Myrmeleontinae	Myrmeleontini	COI	KF748928.1	Schiaffino <i>et al.</i>
				18S	KF748926.1	unpublished
				16S	KF748923.1	
				28S	KF748925.1	
<i>Myrmeleon caliginosus</i> Hölzel y Ohm, 1983	-	Myrmeleontinae	Myrmeleontini	COI	KF668637.1	Schiaffino <i>et al.</i>
				18S	KF680160.1	unpublished
				16S	KF680150.1	
				28S	KF680155.1	
<i>Myrmeleon obscurus</i> (Rambur, 1842)	-	Myrmeleontinae	Myrmeleontini	COI	KF289775.1	Schiaffino <i>et al.</i>
				18S	KF322010.1	unpublished
				16S	KF321973.1	
				28S	KF321991.1	
<i>Myrmeleon alternans</i> (Brullé en Webb y Berthelot, 1839)	-	Myrmeleontinae	Myrmeleontini	COI	KC182624.1	Badano <i>et al.</i>
				28S	KC312264.1	unpublished
<i>Myrmeleon punicanus</i> Pantaleoni y Badano, 2012	-	Myrmeleontinae	Myrmeleontini	COI	JQ864076.1	Pantaleoni y Badano, 2012;
				18S	KC312212.1	Badano <i>et al.</i>
				16S	KC195831.1	Unpublished (18S)
				28S	KC312233.1	
<i>Myrmeleon mariaemathildae</i> Pantaleoni, Cesaroni y Nicoli Aldini, 2010	-	Myrmeleontinae	Myrmeleontini	COI	KC182599.1	Badano <i>et al.</i>
				18S	KF680161.1	unpublished;
				16S	KC195848.1	Schiaffino <i>et al.</i>
				28S	KC312257.1	unpublished (18S)

Especie	Lugar y fecha de recolección	Subfamilia en la que tradicionalmente se clasifican	Tribu en la que tradicionalmente se clasifican	Genes analizados	GenBank	Referencia
<i>Myrmeleon</i> sp. (Myr_2013)	-	Myrmeleontinae	Myrmeleontini	COI	KF668634.1	Schiaffino <i>et al.</i> unpublished
				18S	KF680157.1	
				16S	KF680147.1	
				28S	KF680152.1	
<i>Euroleon nostras</i> (Geoffroy en Fourcroy, 1785)	-	Myrmeleontinae	Myrmeleontini	COI	KF289781.1	Schiaffino <i>et al.</i> unpublished
				18S	KF322016.1	
				16S	KF321977.1	
				28S	KF321996.1	
<i>Hagenomyia tristis</i> (Walker, 1853)	-	Myrmeleontinae	Myrmeleontini	COI	KF289778.1	Schiaffino <i>et al.</i> unpublished
				18S	KF366495.1	
				16S	KF366491.1	
				28S	KF366493.1	
<i>Stilbopteryx costalis</i> Newman, 1838	-	Stilbopteryginae	Stilbopterygini	COI	EU839773.1	Winterton <i>et al.</i> , 2010
				18S	EU815291.1	
				16S	EU734908.1	

III.9.5. Análisis filogenético.

Los caracteres morfológicos fueron codificados para 40 especies; mientras que los datos moleculares fueron obtenidos para 38 especies (está duplicada la información tanto morfológica como molecular en la especie *Tricholeon relictus*, como se ha indicado). *Stilbopteryx costalis* Newman, 1838 fue escogido como grupo externo.

Las particiones moleculares (incluyendo cada uno de los genes por separado) y morfológicas fueron analizadas independientemente y en combinación. La partición morfológica fue analizada mediante parsimonia, mientras que la partición molecular y la combinación de ambas fueron analizadas mediante métodos basados en modelos evolutivos (Máxima verosimilitud y bayesiano). Los detalles de cada análisis se proporcionan a continuación.

III.9.5.1 Análisis basado en modelos evolutivos.

Los datos moleculares y combinados fueron analizados mediante máxima verosimilitud e inferencia bayesiana. Los fragmentos de los genes 16S ARNr, 18S ARNr, 28S ARNr y COI fueron alineados independientemente utilizando el algoritmo L-ins-I implementado en el software MAFFT ver. 7.058 (Katoh *et al.*, 2002; Katoh *et al.*, 2010). Se obtuvieron 562 posiciones alineadas para el 16S ARNr, 2634 posiciones alineadas para el 18S ARNr, y 484 posiciones para el 28S ARNr. Las posiciones alineadas de manera ambigua fueron eliminadas con Gblocks ver. 0.91b (Castresana, 2000), usando los parámetros menos restrictivos (las porciones finales pequeñas, los huecos dentro de las porciones finales y las posiciones laterales menos restrictivas mantenidas). Los alineamientos iniciales fueron reducidos a 538 posiciones en el 16S ARNr, 390 posiciones en el 18S ARNr y 415 posiciones en el 28S ARNr. El alineamiento de las secuencias que codifican para la proteína COI fue trivial, ya que las secuencias no mostraron variación en su tamaño. Las secuencias fueron alineadas utilizando MAFFT ver. 7.058 y verificadas en busca de inserciones-delecciones de un solo nucleótido, que generalmente indican problemas de secuenciación en genes codificantes, así como de codones de parada. El resultado final fueron secuencias de 588 posiciones.

Cada partición molecular fue analizada independientemente mediante inferencia bayesiana (BI) y máxima verosimilitud (MV) antes de que fueran combinadas usando el software Sequence-Matrix (Vaidya *et al.*, 2011) y analizadas particionadamente.

Los análisis de máxima verosimilitud fueron calculados utilizando RAXML ver. 8.1.11 (Stamatakis *et al.*, 2008). Las particiones moleculares fueron analizadas mediante un modelo general de tiempo reversible con correcciones para una distribución gamma discreta (GTR+ Γ), mientras que para la partición morfológica se seleccionó el modelo Mk. Los soportes de los nodos fueron calculados mediante bootstrap no paramétricos con 1.000 réplicas y un modelo evolutivo GTR+ Γ (Felsenstein, 1985).

Los análisis bayesianos fueron calculados con MrBayes ver. 3.2.2 (Ronquist y Huelsenbeck, 2003). Mediante el criterio de información de Akaike (AIC) estimado con jModeltest (Posada, 2008) se seleccionó el modelo evolutivo GTR+ Γ para todas las particiones moleculares. El análisis bayesiano se realizó mediante dos procesos independientes, cada uno con cuatro cadenas de Markov (tres cadenas calientes y una fría). El número de generaciones empleadas fue de 50.000.000, y cada cadena fue muestreada cada 1.000 generaciones. Las primeras 10.000.000 generaciones fueron desechadas como 'burnin'. Los árboles consenso fueron construidos tras comprobar que la convergencia de las cadenas con el programa Tracer ver. 1.4.1 (Rambaut y Drummond, 2007).

Todos los análisis filogenéticos de este estudio fueron realizados a través del Cipres Phylogenetic Portal (Miller *et al.*, 2010).

III.9.5.2 Análisis basado en máxima parsimonia

La partición morfológica fue analizada con el software TNT 1.1 (Goloboff *et al.*, 2008). La búsqueda heurística fue llevada a cabo con las opciones de "New Technology Search", con un número máximo de árboles de 10.000, y utilizando las opciones de búsqueda sectorial (sectorial searches), ajuste de árbol (tree ratchet), cambio de árboles (tree drifting) y fusión de árboles (tree fusing), especificando 1.000

réplicas aleatorias adicionales (random addition replicates). El soporte de cada nodo se calculó mediante 1000 réplicas de bootstrap (Felsenstein, 1985) (muestra estándar con reemplazamiento) fueron realizadas para cada análisis.

III.9.5.3 Reconstrucción de caracteres ancestrales.

Los estados de los caracteres ancestrales fueron reconstruidos con el software Mesquite ver. 3.0.1 (Maddison y Maddison, 2007), usando parsimonia como criterio óptimo. Los caracteres más relevantes fueron rastreados en el árbol obtenido del análisis de evidencia total (incluyendo los datos moleculares y morfológicos) (ver Boque IV. Capítulo 6).

III.10. Modelos potenciales de distribución.

Basándonos en la información sobre las presencias en las que existen coordenadas exactas de las especies de esta familia, se han realizado los modelos predictivos de nicho ecológico (o distribución potencial) de estos taxones en la Península Ibérica e Islas Baleares utilizando el software MaxEnt. Se detalla el método y los datos empleados.

III.10.1. Datos de presencias.

Los datos de presencia empleados para los análisis de nicho ecológico potenciales de cada especie, fueron todas aquellas localidades en las que los taxones fueron recolectados durante la presente Tesis, y en las que en todas se tomaron las coordenadas del lugar en UTM 1x1 Km²; o citas donde se indican los puntos con coordenadas concretas y exactas. Se han descartado todas aquellas citas de especies de dudosa identificación, o en las que no aparecen las coordenadas exactas del punto donde la especie ha sido encontrada (a pesar de que muchos de estos lugares sí han sido tenidos en cuenta para elaborar los mapas de distribución general del Capítulo 2 de Resultados y Discusiones). De esta forma, pese a que se pierde un gran número de datos de presencia de las especies, se evita introducir información no exacta que pueda interferir o modificar los resultados de estas aproximaciones estadísticas. Además, algunas localidades donde las especies han sido recolectadas y con información exacta de las coordenadas de esos lugares, no han podido utilizarse en los análisis debido a que alguna/s variable/s carecen de información para esas coordenadas, principalmente en zonas de costa donde no existe información para determinadas variables ecológicas (en particular la variable litología carece de datos para muchos puntos de presencia cercanos a las costas). Estas presencias se han mantenido en los mapas que representan los modelos de distribución potencial de cada especie, sin modificarlos ni eliminarlos, a pesar de no ser utilizados por el software empleado para crear los modelos, porque sí dan información sobre la distribución real de las especies.

Las coordenadas de cada localidad fueron obtenidas directamente de los puntos de muestreo mediante GPS en coordenadas geográficas (longitud, latitud). En algunos casos, la información de que se disponía era de coordenadas UTM 1x1 Km², por lo que se transformó dicha información en coordenadas geográficas mediante una calculadora GPS.

Todos los datos de presencias mencionados fueron incluidos en un archivo con formato .csv separado por comas, para que el programa empleado reconociera esas coordenadas. Por tanto, las tablas de presencias utilizadas para estos análisis tenían tres columnas separadas por comas: Especie, longitud, latitud.

III.10.2. Variables utilizadas.

Se han utilizado 30 variables durante los procesos de modelización de hábitats de las especies, incluyendo variables bioclimáticas, topográficas, de cobertura vegetal, de radiación solar, de tipos de litología, y de actividad fotosintética. El formato de estas variables es tipo raster, concretamente ASCII. La resolución para todas las variables fue de 1x1 Km². Además, la extensión de las variables se ajustó al territorio de la Península Ibérica e Islas Baleares. Para ajustarlo a la región de estudio, se utilizó ArcMap® 10.0 de ArcGis® 10.0.

Se realizó un análisis de correlación entre variables para no tener problemas de redundancia en los modelos de distribución realizados. Para ello se obtuvieron los datos de cada variable para una serie de 10.000 puntos al azar del territorio ibero-balear. Utilizando Statistica 8.0, se hizo un análisis simple de correlación; así se evitó utilizar variables correlacionadas con una p de Spearman mayor a 0,70.

El origen de estas variables es diverso. De la página web Wordclim (<http://www.worldclim.org/>), se extrajeron las variables Bio_1 a Bio_19 y elevación. La información de litología, se obtuvo de la página de IGME (Mapa litoestratigráfico de España, escala 1/200.000, IGME). Las coberturas vegetales (Cov_bare, Cov_herb y Cov_tree) se obtuvieron a partir de DiMiceli *et al.* (2011). Por último, a través de un modelo digital terrestre y a través de ArcGis® 10.0 se consiguieron las variables de horas de sol (Sunhours_av) y radiación solar (Sunrad_av, Sunrad_max y Sunrad_min).

Las variables empleadas se muestran a continuación.

Variables empleadas en la realización de los modelos potenciales de distribución.

- Bio_1: temperatura media anual
- Bio_2: rango medio diario de temperatura (máxima temperatura-mínima temperatura)
- Bio_3: Isotermicidad (Bio_2/Bio_7)
- Bio_4: estacionalidad de la temperatura (desviación estándar*100)
- Bio_5: temperatura máxima del mes más cálido
- Bio_6: temperatura mínima del mes más frío
- Bio_7: rango anual de temperatura
- Bio_8: media de temperatura del cuarto más húmedo
- Bio_9: media de temperatura del cuarto más seco
- Bio_10: media de temperatura del cuarto más cálido
- Bio_11: media de temperatura del cuarto más frío
- Bio_12: precipitación anual
- Bio_13: precipitación del mes más húmedo
- Bio_14: precipitación del mes más seco
- Bio_15: estacionalidad de precipitaciones (coeficiente de variación)

- Bio_16: precipitación del cuarto más húmedo
- Bio_17: precipitación del cuarto más seco
- Bio_18: precipitación del cuarto más cálido
- Bio_19: precipitación del cuarto más frío
- Elevación: altitud (metros sobre el nivel del mar)
- Litología: diferentes tipos de materiales rocosos (ver IGME)
- Cov_bare: suelo desnudo
- Cov_herb: cobertura herbácea
- Cov_tree: cobertura arbórea
- Ndivi_avg: índice de actividad fotosintética
- Pendiente: pendiente del terreno respecto a la horizontal
- Sunhours_av: media del número de horas de luz
- Sunrad_min: radiación solar anual mínima
- Sunrad_max: radiación solar anual máxima
- Sunrad_av: media de radiación solar

III.10.3. Desarrollo de los modelos.

Se ha utilizado el software Maxent para realizar las modelizaciones de nicho ecológico de las especies en la Península Ibérica e Islas Baleares. MaxEnt es una herramienta de análisis estadístico, que estima la idoneidad de una localidad para la presencia de una especie en función de las similitudes ecológicas de dicha localidad respecto a su hábitat conocido, basándose en el conjunto de variables ambientales que se utilicen (Phillips *et al.*, 2006; Phillips y Dudik, 2008). Ha sido elegido para realizar estas aproximaciones estadísticas debido a su eficiente funcionamiento cuando se trabaja únicamente con datos de presencia y no de ausencia (Phillips *et al.*, 2006; Phillips y Dudik, 2008).

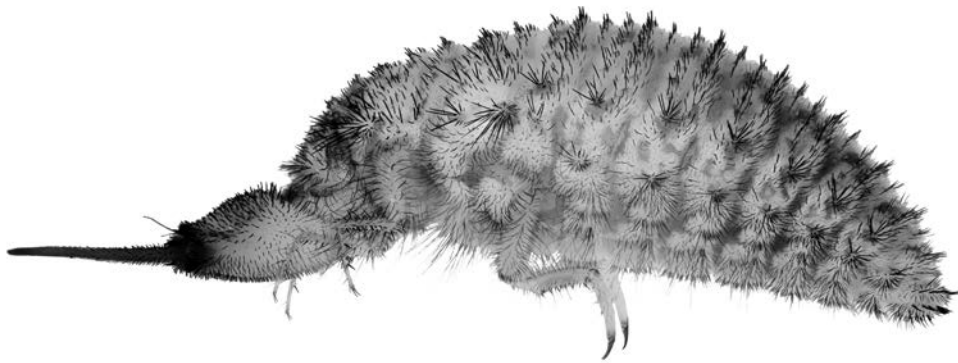
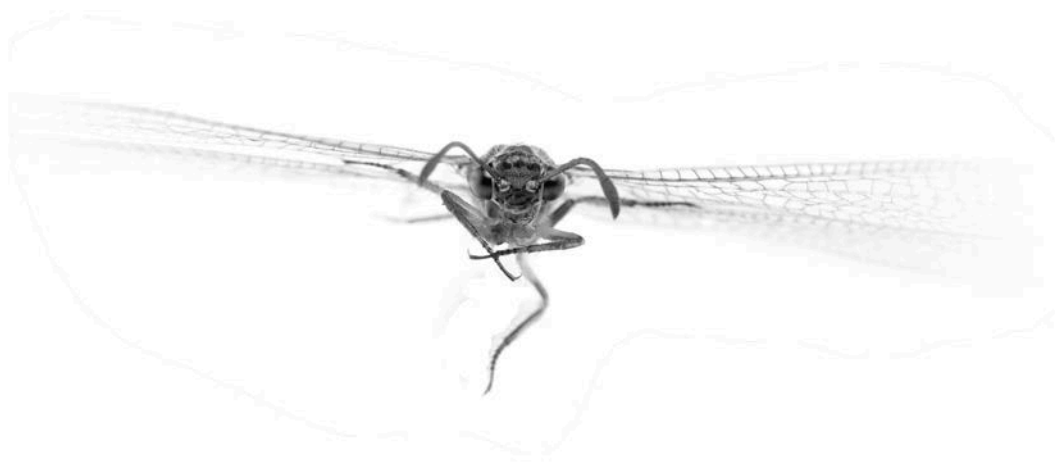
Los siguientes parámetros para realizar los modelos de distribución potencial han sido considerados por defecto como se aplican en MaxEnt, y según lo recomendado por Phillips *et al.* (2006): un número máximo de 500 iteraciones, un límite de 0.00001 de umbral de convergencia (convergence-threshold limit), 10.000 puntos como el número máximo de puntos de fondo (background points) y multiplicador de regularización igual a 1 (regularization multiplier). Los puntos de background fueron seleccionados al azar en la Península Ibérica e Islas Baleares. Cada vez, el 70% de los datos de presencia fueron utilizados para el calibrado del modelo. El restante 30% de las presencias fueron eliminadas al azar sin reemplazamiento de análisis (a través de la opción subsample), para ser utilizadas como puntos de validación (testing points), con el objetivo de medir la calidad del modelo obtenido (ejemplo: Tellería *et al.*, 2012). Los modelos de distribución potencial finales de cada especie fueron contruidos haciendo la media de 30 réplicas para cada uno de ellos.

En MaxEnt, la técnica de ROC-AUC (Area Under Curve) ha sido la más empleada para analizar la bondad de ajuste del análisis, en contraste con otros modelos de evaluación (Fielding y Bell, 1997; Lehmann *et al.*, 2002 Engler *et al.*, 2004; Elith *et al.*, 2006, 2011; Phillips *et al.*, 2006). El área bajo la curva (AUC) se utiliza como una medida del poder discriminatorio de los modelos de distribución potencial (Lobo *et al.*, 2008), ya que verifica internamente las predicciones realizadas con los mismos datos utilizados para construir el modelo. La sensibilidad (rango de positivos verdaderos) se representa en el gráfico en función de la especificidad menos uno (rango de falsos positivos): sensibilidad/especificidad-1; y lo hace para todos los

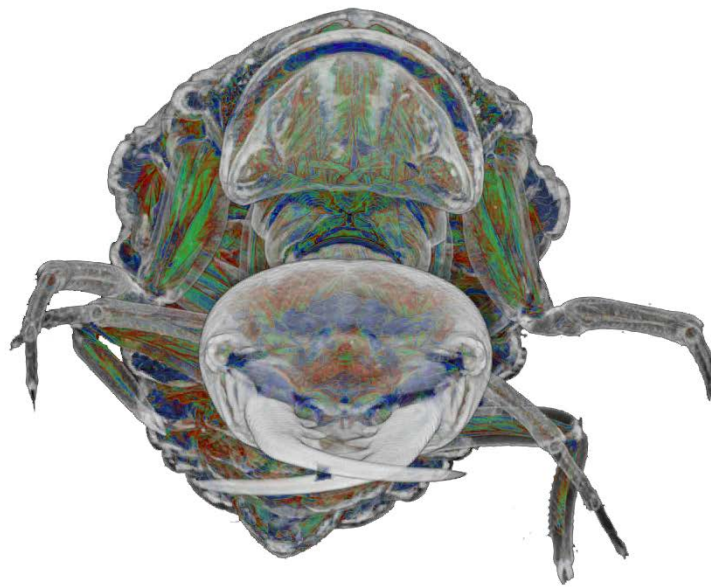
posibles umbrales de probabilidad (Fielding y Bell 1997). Por lo tanto, un mayor AUC indica mayor precisión del modelo predictivo, donde un valor de 1 denota el mejor rendimiento posible sin errores de predicción, mientras que valores de 0,5 no difieren de una conjetura aleatoria. En este estudio también se utiliza el AUC como método de validación de las modelizaciones, considerando los modelos válidos a partir de 0,75.

Los modelos de distribución potencial obtenidos fueron representados en mapas junto a los datos de presencia reales empleados durante los análisis, utilizando ArcMap® 10.0. convirtiendo los archivos ASCII obtenidos en formato raster para que pudiera ser representado mediante este programa, y añadiendo la capa de puntos de presencias con los que se desarrollaron los análisis.

Los resultados y los mapas se aportan en el Capítulo 7 de Resultados y Discusiones.



IV. RESULTADOS Y DISCUSIONES



“Le habían arrebatado su capacidad de autonomía y no podía escapar de allí, como una hormiga que ha caído en el agujero de una hormiga león. ”

(Haruki Murakami, *1Q84*).

CAPÍTULO 1. MORFOLOGÍA.

Comentarios previos.

En este capítulo se detalla la morfología tanto de los imagos como de las larvas de Myrmeleontidae. Se comentan y definen los caracteres taxonómicos que se utilizarán para la identificación y/o descripción de las diferentes especies de la Península Ibérica, y cuya nomenclatura se ha estandarizado en castellano.

Además, se detallan los diferentes tipos de setas, sensilas y otras estructuras tegumentarias de las larvas que se han observado mediante imágenes de microscopía electrónica, y que han complementado la descripción de estas fases preimaginales (ver Capítulo 3). No se da discusión, puesto únicamente se realizan descripciones generales para estandarizar la terminología de los caracteres.

1.1. Morfología general de los imagos.

1.1.1. Antecedentes.

La morfología general externa de los adultos de Myrmeleontidae ha sido descrita en múltiples ocasiones (por ejemplo: New, 1985a, 1989; Stange, 1994; Gepp, 2010; Krivokhatsky, 2011; etc.), en la que se ha empleado diversa nomenclatura. Sin embargo, en esta Tesis se ha utilizado una nomenclatura en castellano para definir sus distintas estructuras morfológicas externas, y así unificar sus denominaciones en el futuro en los estudios que se realicen con los imagos de esta familia en nuestro idioma.

1.1.2. Morfología general.

Los adultos de Myrmeleontidae son neurópteros de una amplia variabilidad dentro de su relativa uniformidad, si se comparan con otras familias del orden. Muestran tamaños también variables, con rangos de longitud alar que pueden ser desde unos 25 mm hasta superar los 170 mm de un extremo alar al otro.

Cabeza. Presentan la cabeza moderadamente grande, y bien esclerotizada (Fig. 1.1-A, 1.4). El vértex es simple. Los ojos son esféricos y grandes (Figs. 1.1-A, 1.4). No poseen ocelos. La frente es simple (Fig. 1.1-A). El clípeo es conspicuo. El labro es relativamente pequeño y suele ser redondeado (Fig. 1.1-A). Las antenas son cortas, siempre menores a la mitad de la longitud del ala anterior, normalmente considerablemente cortas, claviformes o mazudas (Figs. 1.1-A, 1.4). Las piezas bucales son de tipo masticador. Las mandíbulas están bien desarrolladas y son simétricas (Fig. 1.1-A). Los palpos maxilares son largos (Fig. 1.1-A) y presentan cinco segmentos. La lacinia es alargada y presenta numerosas setas. Los palpos labiales presentan tres segmentos generalmente (Fig. 1.1-A). El segmento apical del palpo labial normalmente está engrosado (Fig. 1.1-A), y presenta un surco sensorial denominado palpimácula, que se observa como una mancha oscura; según su grosor y forma, es un carácter taxonómicamente importante.

Tórax. El pronoto está bien esclerotizado, es simple, usualmente más largo que ancho (Fig. 1.4), normalmente con un surco transversal. El mesotórax es generalmente más largo y ancho que el metatórax.

Patas. Las patas son cursoras; variables en longitud y anchura. Las coxas suelen ser alargadas. Los fémures son robustos (Fig. 1.1-B), y en ellos presentan setas en la cara exterior. En las patas metatorácicas pueden tener setas sensoriales femorales, que crecen cerca de la base del fémur en la cara interna, y tienen importancia taxonómica (Fig. 1.1-B). Las tibias son alargadas (Fig. 1.1-B). Suelen presentar espolones tibiales de tamaño variado en la parte apical de las tibias de los tres pares de patas, que tienen gran importancia taxonómica, y que pueden llegar a mostrar ángulos muy marcados en algunos taxones, de unos 90°, con respecto a la tibia. Los tarsos poseen cinco tarsómeros, y después del último tarsómero crecen un par de uñas (Fig. 1.1-B). Estas uñas tarsales pueden ser simples o dentadas, y a veces son oponibles en los tarsos, y también son importantes taxonómicamente. En la cara interna del tarsómero distal, pueden presentar un pequeño grupo de setas.

Alas. Las alas son subiguales, más largas que anchas, normalmente delgadas y afiladas, con el ápice redondeado o cónico, raramente falcado (Figs. 1.2, 1.3, 1.4). A veces están densamente cubiertas de setas. No presentan tricosoros. Generalmente el pterostigma está poco definido. Tienen la base de las alas pecioladas, probablemente para contrarrestar las corrientes de aire que se producen durante el aleteo. Las membranas alares pueden ser completamente hialinas (Fig. 1.4) o estar ornamentadas, en ocasiones con patrones de coloración muy llamativos (Fig. 1.2). Las alas poseen muchos caracteres taxonómicamente importantes, y la nomenclatura que se emplea varía según autores (Aspöck *et al.*, 1980; Stange, 2004; Triplehorn y Johnson, 2005). En la Fig. 1.2 se muestran con detalle las venas, y la nomenclatura empleada que es la que aparece en Aspöck *et al.* (1980), Krivokhatsky (2011) y Monserrat y Acevedo (2013). Las principales venas que recorren longitudinalmente el ala son las venas costal (C), subcostal (Sc), y radial (R). Otras venas que son importantes son las venas anales (A1, A2 y A3), el sector del radio (SR), las venas medianas anterior (Ma) y posterior (Mp), y las venas cubitales anterior (Cua) y posterior (CuP) (Figs. 1.2, 1.3, 1.4).

Tanto el ala anterior como el ala posterior presentan seis áreas similares divididas por las venas principales, y con relevancia taxonómica (Fig. 1.3): área costal, área presectorial, área radial, área anal, área cubital, y área apical. El área costal es estrecha. En ella aparecen muchas venas trasversales costales (Figs. 1.2, 1.3, 1.4). En el ala anterior, estas venas a veces aparecen bifurcadas o interconectadas, formando dos filas de celdillas en lugar de una sola fila que es lo más común, y esto tiene gran importancia taxonómica. La vena radial (R) se fusiona distalmente con la subcostal (Sc) (Fig. 1.2). En el área presectorial, aparecen pocas venas trasversales (generalmente solo una en el ala posterior), y el número de ellas puede tener valor taxonómico. Al final del área presectorial, nace el sector del radio (SR) (Fig. 1.2), que se fusiona distalmente con la vena radial. El sector del radio y la vena mediana anterior (Ma) surgen de un mismo punto (Fig. 1.2). El número de venas gradadas en el campo radial es muy variable. A veces, en el ala anterior estas venas gradadas del campo radial generan ramas que se curvan para formar incluso una línea recta a lo largo del centro del ala, que se denomina línea de Banks. La vena mediana posterior (Mp) del ala anterior es simple en su recorrido (Fig. 1.2). En el ala anterior, la bifurcación (u horquilla) mayor de su venación es la que forma la vena cubital anterior (Cua), y ocurre

en la mitad posterior esta ala (Fig. 1.2). En el ala posterior, la bifurcación mayor es la formada por la vena mediana posterior 2 (Mp2) (Fig. 1.2); incluso puede llegar a formarse la llamada línea de Banks posterior debido a la curvatura de venas transversales dentro de esta bifurcación. Las venas cubital posterior (CuP) y anal 1 (A1) son contiguas en la mayoría de su recorrido en el ala anterior (Fig. 1.2); y las venas anales 2 (A2) y 3 (A3) son claramente diferenciables (Fig. 1.2). El ala posterior de los machos muchas veces presenta un lóbulo basal setoso en la parte inferior, asociado con una bolsa glandular del segmento abdominal I, que se denomina '*pilula axilaris*' u órgano de Eltringham (Fig. 1.4), y es utilizada como superficie dispersante de sustancias atrayentes para aparearse; además, si está presente, en el primer terguito hay una quiedad donde descansa cuando las alas están en reposo.

Abdomen. El abdomen es alargado, normalmente delgado, a veces robusto. Poseen diez segmentos (Figs. 1.4, 1.5), aunque los dos últimos segmentos están fusionados y son indiferenciables. Además, los dos primeros segmentos abdominales y el segmento VIII son claramente más cortos que los segmentos III-VII. El esternito I está reducido, por lo que el esternito II se sitúa bajo el terguito I. Presentan ocho espiráculos respiratorios (Elofsson y Lofqvist, 1974; Aspöck *et al.*, 1980, 2001a; New, 1985, 1989; Gepp y Hölzel, 1989; Grimaldi y Engel, 2005; Gepp, 2010; Monserrat y Acevedo, 2011, 2013). En los machos de algunas especies, existen unas expansiones del abdomen en los segmentos VI y VII denominados pinceles pilosos (Fig. 1.5-B), con importancia taxonómica, y relacionados con la cópula.

Las zonas del extremo del abdomen tanto de machos como de hembras poseen una nomenclatura para sus piezas diversa según autores. Aquí, siguiendo a Stange (1994, 2004), se estandariza la nomenclatura en castellano de las distintas estructuras.

Los machos, poseen el espiráculo VIII situado en la membrana pleural; y el esternito IX es pequeño, normalmente redondeado. Presentan el terguito IX estrechamente asociado con el ectoprocto (Fig. 1.6-A). El ectoprocto es simple u ornamentado de forma diversa, a veces está fuertemente extendido ventralmente, pudiendo mostrar expansiones a modo de cercos; es taxonómicamente importante (Fig. 1.5-A). En la genitalia interna, muestran un gonarco arqueado en forma de U o V (Fig. 1.6-B, 1.6-C); el mediunco, que es generalmente corto (Fig. 1.6-A, 1.6-B); un par de pequeños parámetros (Fig. 1.6-A, 1.6-B, 1.6-C), con formas diversas; y un hipandrio interno pequeño. El gonarco y los parámetros suelen estar asociados (Fig. 1.6-B, 1.6-C).

Las hembras, poseen el espiráculo VIII situado en el terguito, y los terguitos VIII y IX están extendidos ventralmente. En el extremo del abdomen, de la genitalia externa destacan el ectoprocto, que es simple (Fig. 1.6-D, 1.6-E), y las gonapófisis laterales, que suelen ser arqueadas o redondeadas (Fig. 1.6-E); éstas y los ectoproctos a veces presentan setas robustas y engrosadas fuertemente, denominadas setas excavadoras porque las utilizan para enterrar los huevos bajo la superficie del suelo (Fig. 1.6-D, 1.6-E). Asimismo, en la zona ventral presentan: la placa pregenital (Fig. 1.6-D, 1.6-E), que puede estar dentada, y es de tamaño variable; la placa gonapofísea (Fig. 1.6-E), que puede estar arqueada o ser más bien recta, y con los bordes lisos o dentados; las gonapófisis anteriores (Fig. 1.6-E), que son pequeñas, y que pueden llegar a estar ausentes; y las gonapófisis posteriores (Fig. 1.6D, 1.6-E), que pueden estar ausentes, ser en forma de placa, alargadas y subcilíndricas, o ser muy ensanchadas/infladas, y portan numerosas setas. En la genitalia interna, poseen una espermateca que es

delgada, y de tamaño y forma variables (Stange 1970a; Aspöck, 2002; Aspöck y Aspöck, 2008).

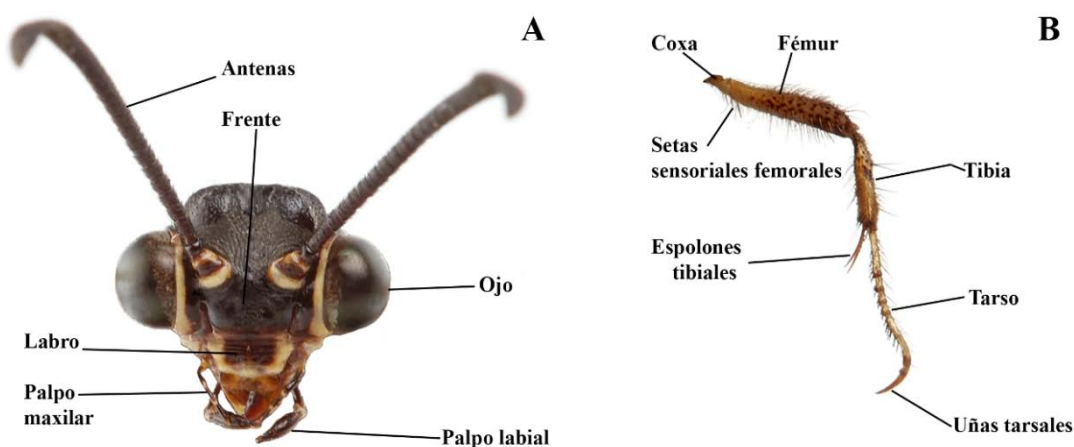


Figura 1.1. A: Cabeza de *Myrmeleon formicarius* Linnaeus, 1767 en vista frontal; B: pata metatorácica de *Nemoleon notatus* (Rambur, 1842) en vista lateral. A distintas escalas.

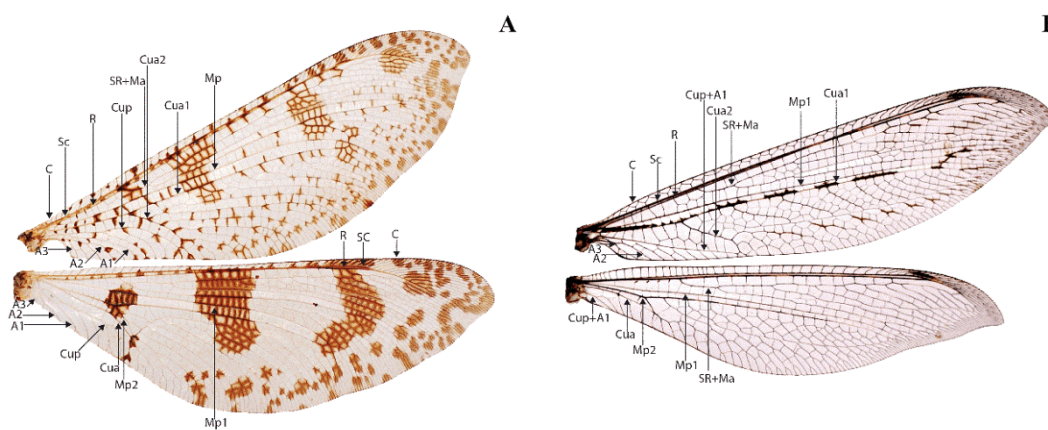


Figura 1.2. Esquema general de la venación de las alas de los adultos de la familia Myrmeleontidae. A: alas derechas de *Palpares libelluloides* (Linnaeus, 1764); B: alas derechas de *Acanthaclisis occitanica* (Villers, 1789). Según Monserrat y Acevedo, 2013.

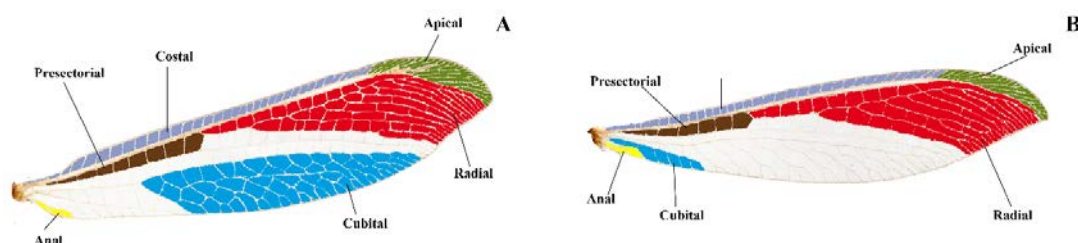


Figura 1.3. Esquema general de las alas mostrando los campos alares más importantes. A: ala anterior derecha de *Myrmeleon hyalinus* Olivier, 1811; B: ala posterior derecha de *M. hyalinus*.



Figura 1.4. Imagen del imago masculino de *Myrmeleon inconspicuus* Rambur, 1842 y detalle de la base del ala posterior mostrando la *pilula axilaris*.



Figura 1.5. Extremo abdominal de los machos de A: *Acanthaclisis occitanica* (Villers, 1789), mostrando expansiones del ectoprocto en forma de cercos; y B: *Myrmecarlurus trigrammus* (Pallas, 1771), mostrando pinceles pilosos en los segmentos abdominales VI y VII.

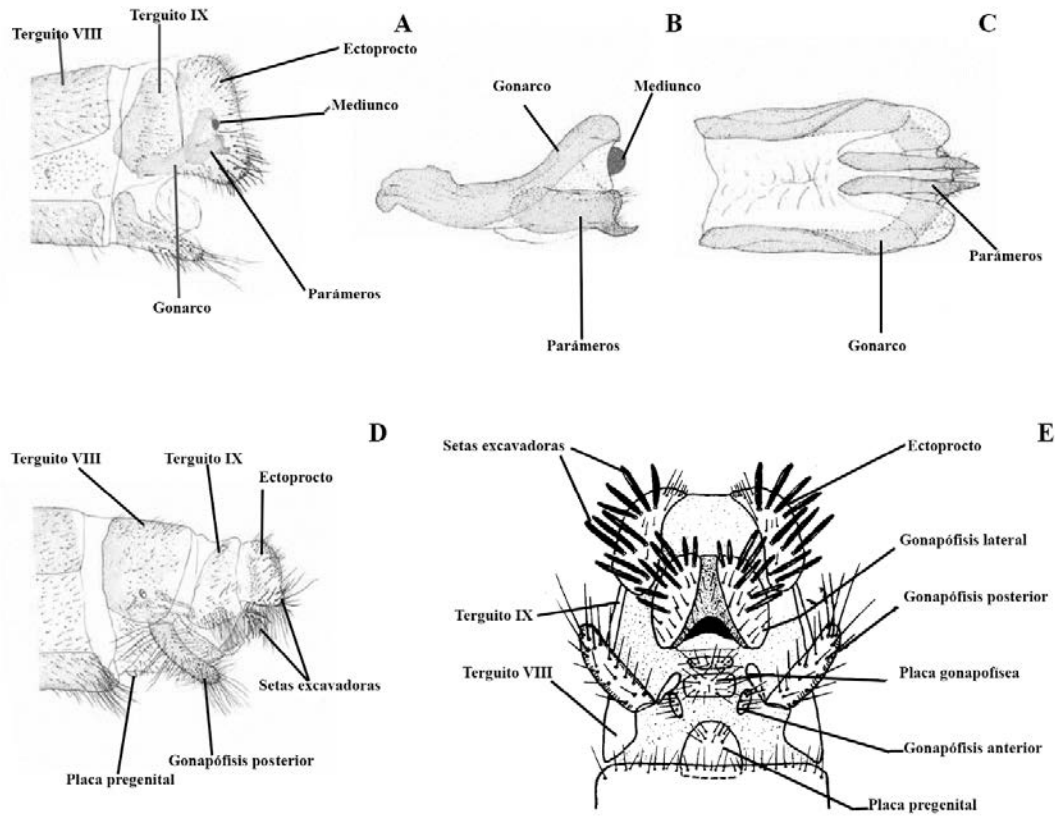


Figura 1.6. A-E: Esquema del extremo abdominal y las genitales masculina y femenina de dos imágos de Myrmeleontidae. A: extremo abdominal masculino de *Myrmeleon* sp., vista lateral; B: genitalia interna masculina, vista lateral; C: *ídem*, vista ventral; D: extremo abdominal femenino de *Nedroleon* sp., vista lateral; E: genitalia femenina de *Brachynemurus* sp., vista ventral. A-D: adaptado de Aspöck y Aspöck, 2008 (modificado de Aspöck *et al.*, 1980); B: adaptado de Stange (1994).

1.2. Morfología general de los estadios larvarios.

1.2.1. Antecedentes.

A pesar de los trabajos que se han realizado, tanto descriptivos para diferentes especies de larvas de hormigas-león como comparativos (por ejemplo: Brauer, 1854, 1855, 1867; Hagen, 1873; Redtenbacher, 1884; Principi, 1943, 1947; Willmann, 1977; Steffann, 1968, 1971, 1975; Stange y Miller, 1985, 1990; Devetak *et al.*, 2010a, 2010b, 2013; etc.), ha sido en el desarrollo de esta Tesis, y junto con el equipo de R. A. Pantaleoni y D. Badano (Acevedo *et al.*, 2013, 2014; Badano *et al.*, 2014, 2016b; Badano y Pantaleoni, 2014), cuando se han establecido y estandarizado los caracteres más importantes taxonómicamente para el estudio de estos estadios preimaginales. Aquí se aporta la descripción detallada en castellano de la morfología larvaria, remarcando dichos caracteres.

1.2.2. Morfología general.

Cabeza. Está muy esclerotizada y suele ser más o menos de forma rectangular, con las grandes piezas bucales que pueden llegar a ser más largas que la propia cápsula cefálica (Figs. 1.7, 1.8, 1.9, 1.10). Además, entre las piezas bucales, la forma del margen que produce el clípeo-labro es diagnóstica. Las antenas están situadas dorso-lateralmente entre las bases de las mandíbulas y los tubérculos oculares (Figs. 1.7, 1.8, 1.10); son pequeñas y filiformes, nacen en una ligera protuberancia y poseen un pequeño escapo, un pedicelo comparativamente largo, y el flagelo que es estrecho (Fig. 1.7-A); el número de flagelómeros varía según individuos. Los tubérculos oculares están situados justo posteriormente a la antena, y su tamaño y prominencia son diagnósticos; portan siete estemas (seis dorsales y uno ventral) (Fig. 1.7, 1.8, 1.10). Las maxilas son alargadas y se encuentran en estrecho contacto con la zona ventral de las mandíbulas, siendo tan largas como éstas (Fig. 1.7-B). El labio está esclerotizado, se encuentra en la zona ventral de la cápsula cefálica en la parte inferior a las mandíbulas; la parte basal del palpo labial, insertada en el mento, es muy distintiva por su longitud y anchura (Fig. 1.7-B). Esta porción basal del palpo labial a veces ha sido considerada un lóbulo prelabial (MacLeod, 1964), aunque aquí es considerada como el artejo basal del palpo siguiendo la opinión de otros autores (Principi, 1943; Frieheden, 1973; Nicoli Aldini, 2007; Acevedo *et al.* 2013, 2014; Badano y Pantaleoni, 2014). Por ello, considerándolo así, son cuatro los palpómeros de los palpos labiales (Fig. 1.7-B), con algunas excepciones raras (*Myrmeleon bore* (Tjeder 1941)), y es un carácter importante el tamaño y forma de estos palpos.

Mandíbulas. Son dos piezas muy esclerotizadas, largas y dispuestas dorsalmente a las maxilas, que son delgadas (Figs. 1.7, 1.8, 1.9). Las mandíbulas representan uno de los caracteres diagnósticos más importantes, en cuanto a su dimensión (real y relativa respecto a la cápsula cefálica), su forma, su anchura, y la disposición y dimensión de los dientes. Estos dientes suelen ser tres, aunque el número puede variar sobre todo en algunas tribus (en todas las especies íbero-baleáricas ese es su número), y están situados en el margen interior mandibular (Fig. 1.7). Las setas situadas en las mandíbulas, en los márgenes externo e interno, así como entre los dientes también son caracteres diagnósticos muy útiles taxonómicamente; en concreto se utilizan como caracteres su número y densidad, grosor, longitud y forma. Además, en el margen interno, algunas setas están transformadas en lo que se denomina

‘pseudo-dientes’ (Acevedo *et al.*, 2014; Badano y Pantaleoni, 2014): en realidad el origen de los dientes ‘reales’ también es a partir de setas que portan las protuberancias mandibulares (Stange, 1970a). Para hacer más cómodas las descripciones, el número de setas entre la base mandibular y el primer diente, entre el primer y segundo diente, entre el segundo y tercer diente, y entre el tercer diente y el ápice mandibular se indicarán entre paréntesis, siguiendo a Badano y Pantaleoni (2014): (número de setas entre base mandibular-diente basal)(número de setas entre diente basal-diente medio)(número de setas entre diente medio y diente apical)(número de setas entre diente apical y ápice mandibular).

Tórax (Figs. 1.8, 1.10, 1.11, 1.12). El protórax es mucho más estrecho y pequeño que los otros dos segmentos torácicos; estos dos últimos no están claramente diferenciados del abdomen (Fig. 1.8). El primer subsegmento protorácico es pequeño y visible prácticamente sólo en vista lateral; el segundo subsegmento, cuyo tergo es el pronoto, es mucho más esclerotizado y largo, y portador del primer par de patas. La disposición de las setas en esta región tiene carácter diagnóstico. Tanto meso- como metatórax son muchos más anchos que el protórax, aunque el primer subsegmento mesotorácico tiene una anchura similar al pronoto; además en esta región mesotorácica se encuentra el único par de espiráculos torácicos (Figs. 1.8, 1.10). Estos espiráculos presentan diferencias en forma, tamaño, esclerificación y prominencia, útiles taxonómicamente. Meso- y metanoto presentan un par de procesos setíferos en cada lado (Fig. 1.11), encontrándose en posición casi anterior en el mesonoto, y lateralmente en el metanoto. El más desarrollado y prominente de los procesos setíferos en numerosas especies es el par anterior del mesotórax. El metatórax es corto dorsalmente, de hecho está parcialmente cubierto por el primer terguito abdominal, pero está muy desarrollado ventralmente.

Patas (Figs. 1.8, 1.9, 1.10). No existen diferencias considerables entre los tres pares de patas, aparte de sus dimensiones. Algunas de las características de las patas de estas larvas son la coxa, que es muy grande y robusta, y el tarso que no está segmentado (Fig. 1.10). Las patas metatorácicas son llamativas por la fusión de la tibia y el tarso y las uñas tarsales tan alargadas, conociéndose solamente una excepción (no ibérica ni europea) señalada en Stange (1994). Esta fusión de tibia y tarso en Myrmeleontidae solamente es compartida en el orden Neuroptera con otros miembros de Myrmeleontiformia (la familia Ascalaphidae) y con la familia Ithonidae (New, 1989). En algunas especies, aparece en las patas metatorácicas (a veces levemente también en el par mesotorácico) una franja de setas.

Abdomen. Compuesto por 10 segmentos, normalmente solo es posible visualizar los nueve primeros debido a que el segmento X es evaginable y suele estar retraído hacia el interior (Figs. 1.8, 1.9, 1.12). El abdomen no está claramente separado del tórax, y los terguitos no son fáciles de distinguir debido a que son elásticos, aunque ventralmente los esternitos sí son fácilmente reconocibles (Fig. 1.9). Existen dos series de procesos setíferos en cada segmento, situados dorsal y ventralmente a los espiráculos abdominales (Fig. 1.10). También hay un par de espiráculos en cada uno de los ocho primeros segmentos, aunque los del primer par muchas veces han emigrado a la zona dorsal (Figs. 1.8, 1.10). El esternito abdominal VIII puede estar equipado en su margen posterior con un par de estructuras parecidas a dentículos, denominadas procesos odontoides (Fig. 1.12-B, 1.12-C), probablemente relacionadas con funciones de anclaje la superficie donde se encuentran enterradas. El segmento abdominal IX suele ser corto y ancho (Figs. 1.12-A, 1.12-C), aunque en algunas especies es más

largo que ancho y de forma cónica (Fig. 1.12-A). El esternito IX suele estar equipado en el margen posterior con dos protuberancias alargadas y esclerotizadas, que portan cuatro pequeñas y robustas setas para excavar, denominadas setas excavadores (Figs. 1.8, 1.9, 1.12-B); estas estructuras se han denominado *rastra* (*rastrum* en singular), en Acevedo *et al.* (2013), Badano *et al.* (2014) y Badano y Pantaleoni (2014); en este trabajo serán denominados rastrillos (Figs. 1.8, 1.9, 1.12-B). En algunos casos existen otras setas excavadoras situadas ventralmente en el segmento IX (Figs. 1.9, 1.12, 1.13-H). Además, estas estructuras denominadas rastrillos pueden aparecer mucho más esclerotizadas y presentar una forma triangular (tribu Palparini); y se denominan entonces *fossoria* (Fig. 1.12-C) (Badano y Pantaleoni, 2014). Por tanto, los segmentos VIII y IX del abdomen son muy importantes taxonómicamente en las larvas de Myrmeleontidae.

Protuberancias del cuerpo. El tórax y el abdomen de estas larvas están cubiertos por una gran cantidad de penachos de setas que parten de ensanchamientos o proyecciones en los laterales del cuerpo (Figs. 1.8, 1.9, 1.10, 1.11). Su forma, prominencia y tipo de setación en estas protuberancias son muy importantes taxonómicamente, y nos dan información del tipo de hábitat de estas larvas. Estas estructuras son homólogas en todos los taxones de Myrmeleontidae, y al igual que Acevedo *et al.* (2014) y Badano y Pantaleoni (2014), se han denominado procesos setíferos. Distinguimos principalmente tres tipos: pedunculados (muy prominentes y alargados), sub-pedunculados (son protuberantes pero más cortos y robustos que los anteriores), y sésiles (no pedunculados, pareciendo un manojo grueso de varios penachos de setas). Los tipos de procesos setíferos están representados en las (Figs. 1.11).

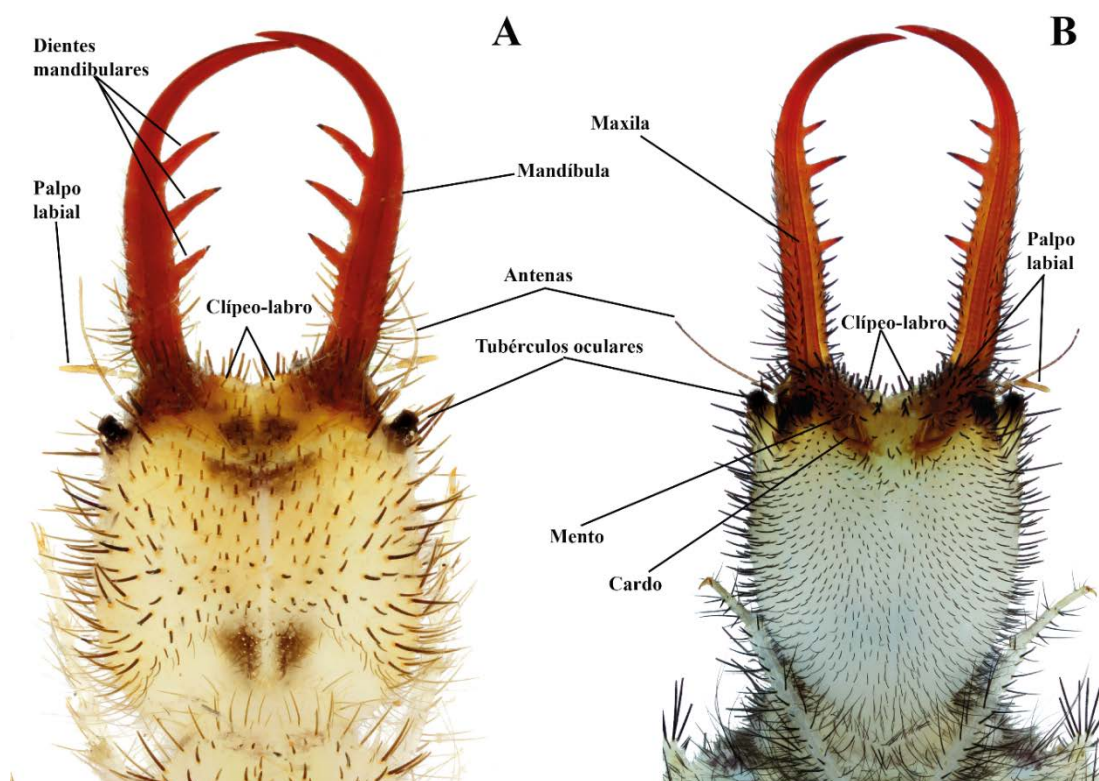


Figura 1.7. Detalle de la cabeza de las larvas de Myrmeleontidae (a diferentes escalas), con las diferentes estructuras rotuladas. A: cabeza de *Tricholeon relictus* Hölzel y Monserrat, 2002, vista dorsal; B: cabeza de *Solter liber* Navás, 1912, vista ventral.

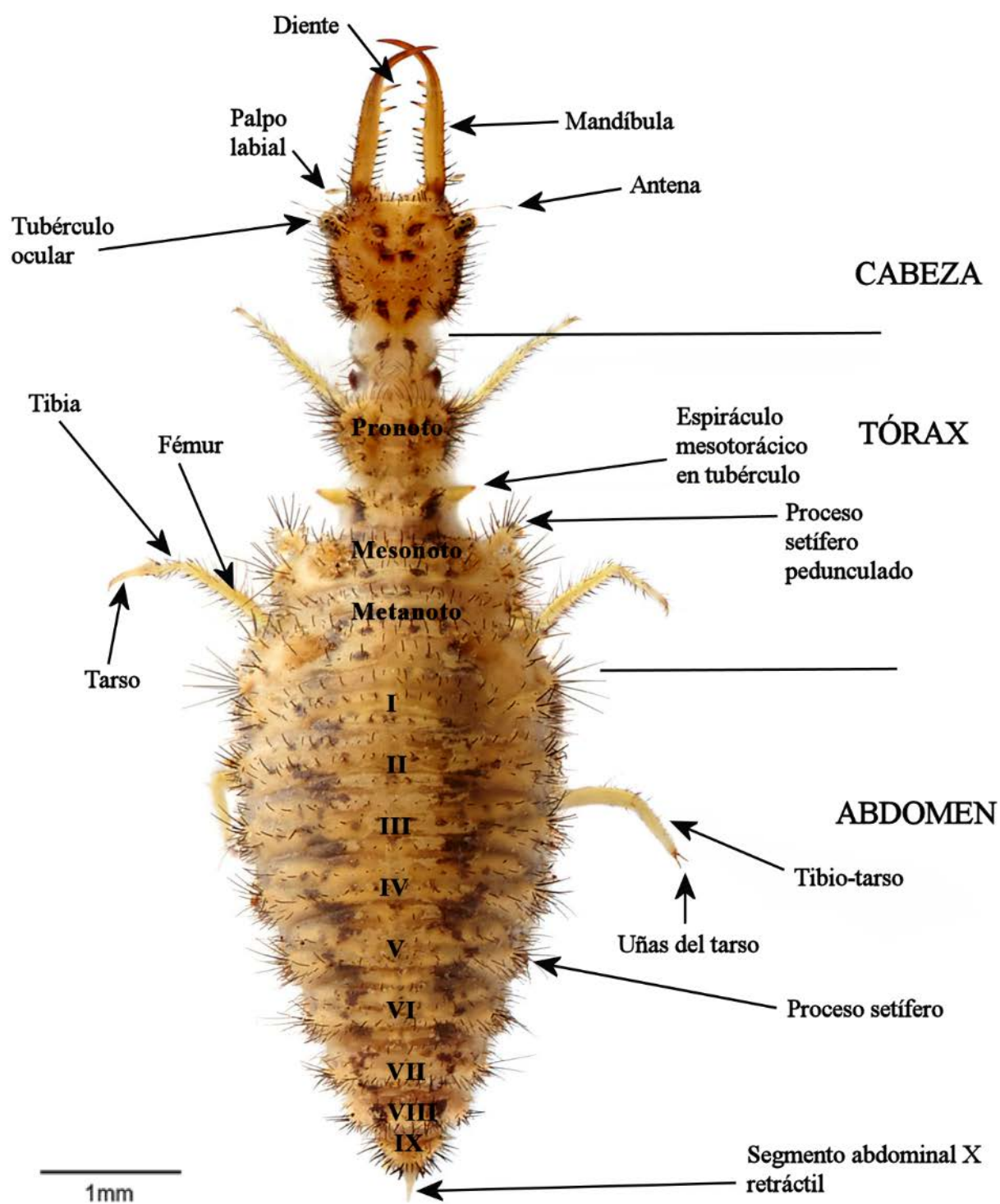


Figura 1.8. Morfología de las larvas de Myrmeleontidae. Vista dorsal de *Gymnocnemia variegata* (Schneider, 1845).

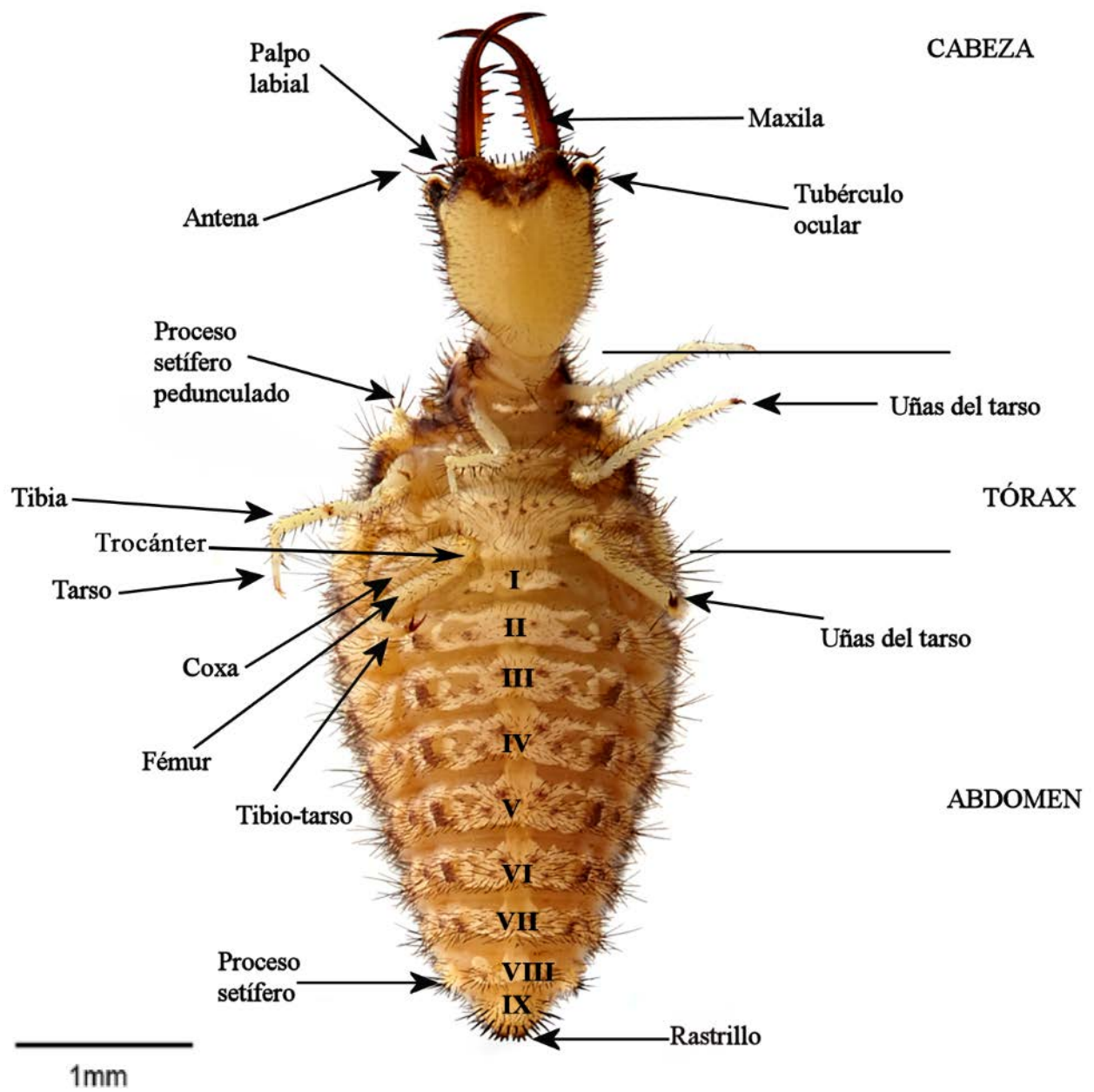


Figura 1.9. Morfología de las larvas de Myrmeleontidae. Vista ventral de *Neuroleon nemausiensis* (Borkhausen, 1791).

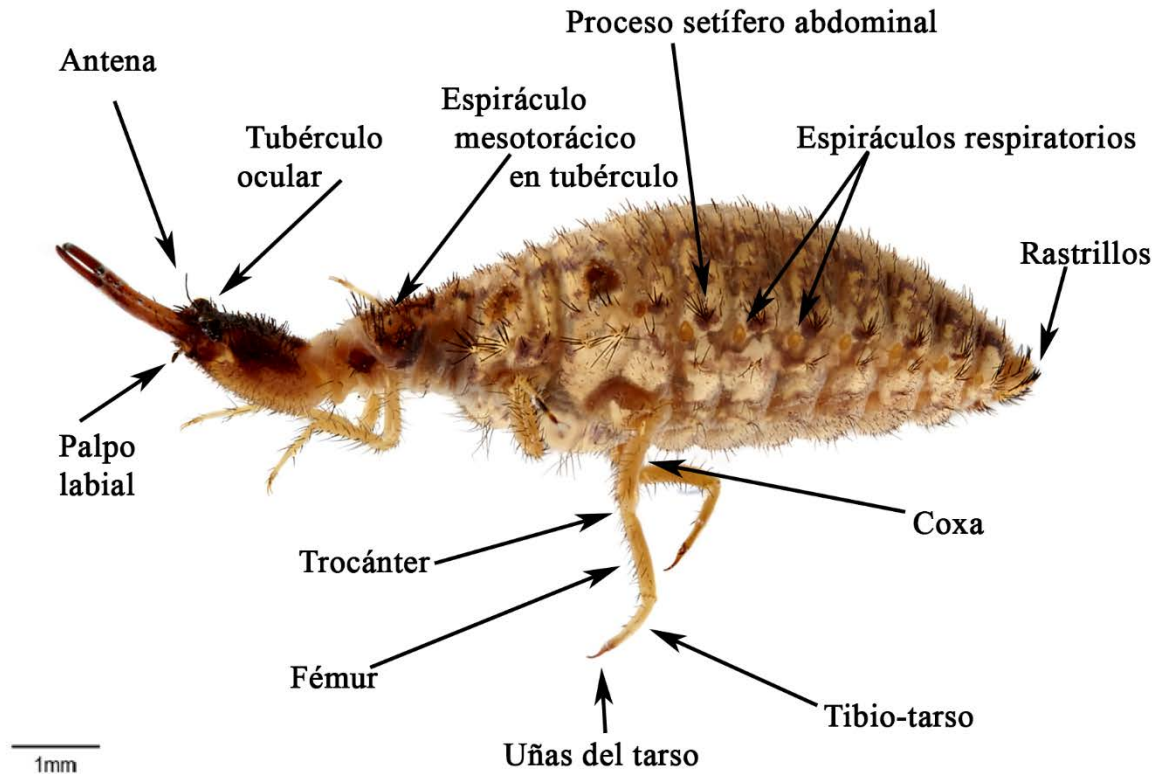


Figura 1.10. Morfología de las larvas de Myrmeleontidae. Vista lateral de *Megistopus flavicornis* (Rossi, 1790).

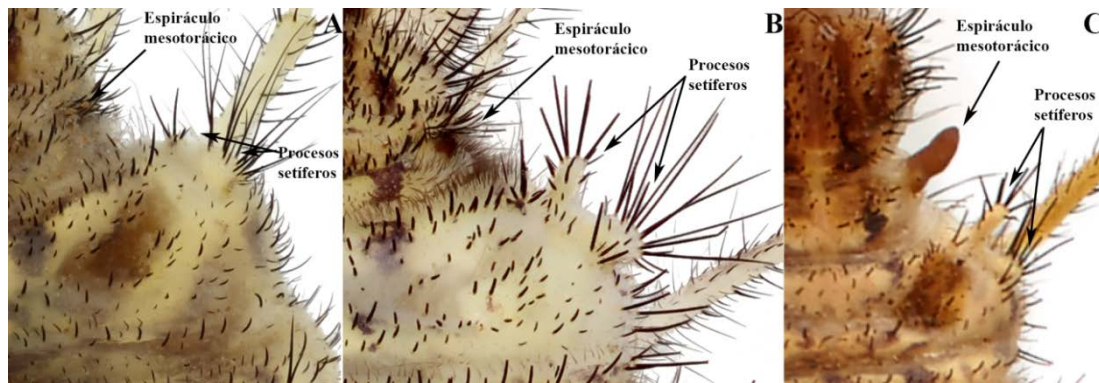


Figura 1.11. A-C: detalle del lateral del tórax, vista dorsal (a diferentes escalas). A: *Myrmeleon formicarius*: espiráculo mesotorácico sésil, y procesos setíferos mesotorácicos sésiles; B: *Solter liber*: espiráculo mesotorácico sésil, y procesos setíferos mesotorácicos pedunculado el anterior y subpedunculado el posterior; C: *Megistopus flavicornis*: espiráculo mesotorácico en tubérculo, y procesos setíferos mesotorácicos pedunculado el anterior y subpedunculado el posterior.

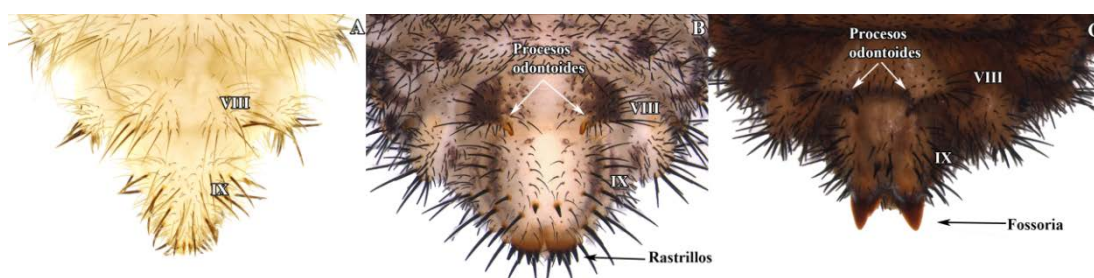


Figura 1.12. A-C: tipos de estructuras en la zona ventral de últimos segmentos abdominales, vista ventral (a diferentes escalas). A: *Tricholeon relictus*: sin estructuras en los esternitos abdominales VIII y IX, y con el esternito IX más largo que ancho; B: *Distoleon tetragrammicus* (Fabricius, 1798): con procesos odontoides en el esternito VIII y rastrillos en el extremo del extremo del segmento abdominal IX, esternito IX más ancho que largo; C: *Palpares libelluloides*: con procesos odontoides en el esternito VIII, y *fossoria* en el extremo del segmento abdominal IX, esternito IX más ancho que largo.

1.2.3. Tipos de setas.

1.2.3.1. Antecedentes.

En cuanto al tipo de setas presentes en estas larvas, se sigue a Lipovsek et al. (2009) aunque incrementando los tipos identificados. En este trabajo, se incluyen cuatro tipos de setas en estas larvas: ‘bristles’, setas plumosas (“plumose hairs”), dolichasters y setas excavadoras (‘digging setae’). Las tres últimas se han nombrado de la misma forma, pero los ‘bristles’, que son setas mecanosensitivas, se han dividido en diferentes tipos según su forma y longitud.

1.2.3.2. Descripción de los tipos de setas

A continuación se detalla e ilustra la terminología empleada para la quetotaxia de las larvas de Myrmeleontidae, habiendo sido posible identificarlas en la mayoría de casos a partir de imágenes de microscopía electrónica:

- Setas coniformes: muy robustas, gruesas en su base, se van estrechando hasta a acabar más o menos en punta (Fig. 1.13-A).
- Setas truncadas: presentan el mismo grosor en toda su longitud, acabando bruscamente, y con aspecto estrellado en su extremo en vista transversal (Fig. 1.13-B).
- Setas plumosas: estrechas, de trayecto irregular por no ser consistentes, y ramificadas numerosas veces a lo largo de su longitud (Fig. 1.13-C).
- Setas filiformes: estrechas, no son robustas, pueden ser cortas o largas, y suelen estrecharse hacia el extremo distal, pudiendo acabar en punta o no (Fig. 1.13-D).
- Dolichasters: suelen ser cortos, con forma de ‘embudo’, más estrechos en su base y engrosándose hacia el ápice, con el extremo truncado (Fig. 1.13-F, 1.13-G).
- Setas tubulares: presentan la misma anchura en todo su recorrido; suelen ser anchas, curvándose levemente, y estar poco ornamentadas (Fig. 1.13-E).
- Setas excavadoras: setas anchas y robustas, sin ornamentación en su superficie, presentes en los últimos segmentos del abdomen en posición ventral (Fig. 1.13-H). Su denominación es la única aportada que no hace referencia a su morfología sino a su

función; esto es debido a que las presentan todas las especies estudiadas en el último segmento abdominal, o en los dos últimos segmentos, siendo siempre empleadas para excavar en el suelo y ayudarse así a enterrarse bajo la superficie.

Además, según Badano y Pantaleoni (2014) y de acuerdo con New (1989), en la especie *Nemoleon notatus* aparece un tipo de seta denominada setas ‘como escamas’; y también los dolichaster de esta especie se han denominado dolichaster ‘como escamas’. La terminología que se emplea aquí para ellas es la misma (setas escuamiformes o dolichaster escuamiformes), y se dan solamente en dicha especie.

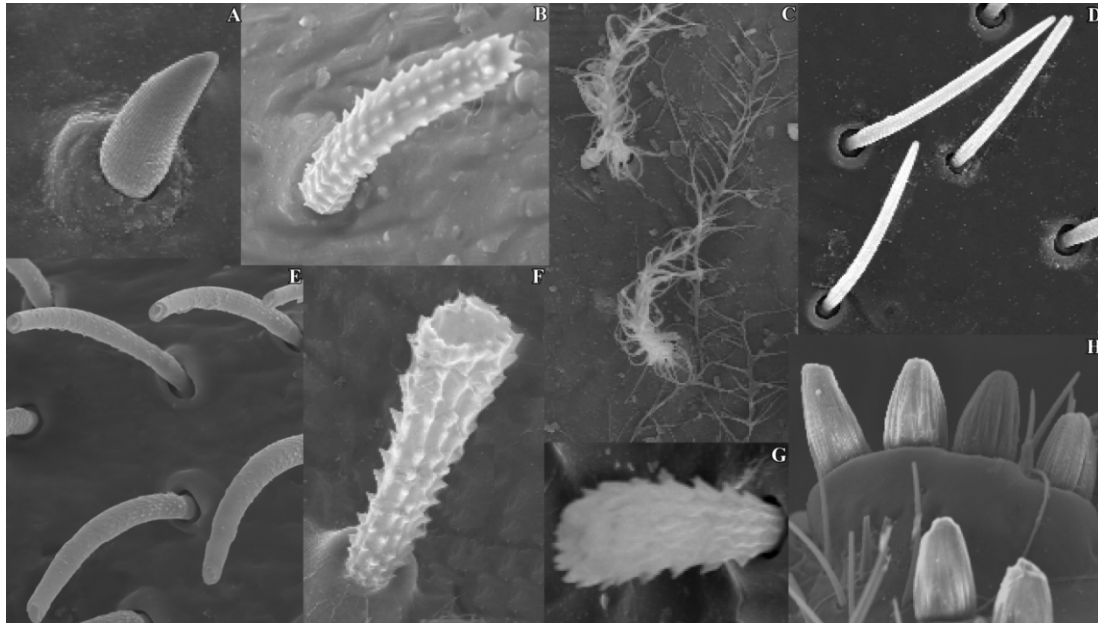


Figura 1.13. A-H: tipos de setas en las larvas de Myrmeleontidae. A: seta coniforme; B: seta truncada; C: setas plumosas; D: setas filiformes; E: setas tubulares; F-G: dolichasters; H: setas excavadoras (diferentes escalas).

CAPÍTULO 2. LOS MYRMELEONTIDAE ÍBERO-BALEÁRICOS: TAXONOMÍA Y ESPECIES CONSIDERADAS, CLAVE DE IDENTIFICACIÓN DE LOS IMAGOS, RECOPIACIÓN Y ACTUALIZACIÓN DE LAS CITAS BIBLIOGRÁFICAS, Y DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA, FENOLOGICA Y ALTITUDINAL DE LAS ESPECIES.

2.1. Antecedentes y comentarios previos.

En este apartado de resultados, se da la lista de especies consideradas de la fauna ibero-balear, junto a una clave de identificación de los imagos de las especies, actualizando la ya publicada durante el desarrollo de la presente Tesis Doctoral (Monserrat y Acevedo, 2013). Se ha recopilado la información bibliográfica de cada especie, así como de cualquier combinación nomenclatural bajo las que han podido ser citadas y de sus sinonimias. La información fenológica (sin tener en cuenta ejemplares nacidos en condiciones de laboratorio) y altitudinal (se considera 10 m los ejemplares recolectados a nivel del mar) de las especies en la zona de estudio también es aportada. Con toda la información comentada, se han realizado y se aportan los mapas de distribución actualizados de todas las especies. Además, se han fotografiado todas las especies, así como detalles de algunas de ellas que eran necesarios para aclarar algún punto de la clave, y se dan las medidas alares máxima y mínima de machos y hembras de cada especie. De cada especie se aporta el material estudiado no publicado previamente. Se describe y se dan notas comparativas, además de la correspondiente discusión, de la especie *Myrmeleon almohadarum* Badano, Acevedo, Pantaleoni y Monserrat, 2016, descrita durante el desarrollo de la presente Tesis Doctoral (Badano *et al.*, 2016b).

Por último se ofrece una lista con las especies citadas en la zona erróneamente, así como algunas especies bien dudosamente citadas o que pueden potencialmente estar presentes en el territorio a pesar de que no hayan sido encontradas hasta la fecha.

2.2. Lista de subfamilias, tribus, géneros y especies ibero-baleáricas consideradas.

Familia Myrmeleontidae.

Subfamilia Palparinae Banks, 1911

Tribu Palparini Banks, 1911

Género *Palpares* Rambur, 1842

Palpares libelluloides (Linnaeus, 1764)

Palpares hispanus Hagen, 1860

Subfamilia Myrmeleontinae Latreille, 1802

Tribu Dendroleontini Banks, 1899

Género *Tricholeon* Esben-Petersen, 1925*Tricholeon relictus* Hölzel y Monserrat, 2002

Tribu Nemoleontini Banks, 1911

Género *Nemoleon* Navás, 1909*Nemoleon notatus* (Rambur, 1842)Género *Creoleon* Tillyard, 1918*Creoleon lugdunensis* (Villers, 1789)*Creoleon aegyptiacus* (Rambur, 1842)Género *Macronemurus* Costa, 1855*Macronemurus appendiculatus* (Latreille, 1807)Género *Distoleon* Banks, 1910*Distoleon tetragrammicus* (Fabricius, 1798)*Distoleon annulatus* (Klug, 1834)Género *Neuroleon* Navás, 1909*Neuroleon arenarius* (Navás, 1904)*Neuroleon egenus* (Navás, 1915)*Neuroleon nemausiensis* (Borkhausen, 1791)*Neuroleon ocreatus* (Navás, 1904)*Neuroleon distichus* (Navás, 1903)Género *Megistopus* Rambur, 1842*Megistopus flavicornis* (Rossi, 1790)Género *Gymnocnemis* Schneider, 1845*Gymnocnemis variegata* (Schneider, 1845)

Tribu Myrmecaelurini Esben-Petersen, 1919

Género *Myrmecaelurus* Costa, 1855*Myrmecaelurus trigrammus* (Pallas, 1771)

Tribu Gepini Markl, 1954

Género *Solter* Navás, 1912*Solter liber* Navás, 1912

Tribu Acanthaclisini Navás, 1912

Género *Acanthaclisis* Rambur, 1842*Acanthaclisis occitanica* (Villers, 1789)Género *Synclisis* Navás, 1919*Synclisis baetica* (Rambur, 1842)

Tribu Myrmeleontini Latreille, 1802

Género *Myrmeleon* Linnaeus, 1767

Myrmeleon formicarius Linnaeus, 1767

Myrmeleon gerlindae Hölzel, 1974

Myrmeleon inconspicuus Rambur, 1842

Myrmeleon hyalinus Olivier, 1811

Myrmeleon almohadarum Badano, Acevedo, Pantaleoni y Monserrat, 2016.

Género *Euroleon* Esben-Petersen, 1918

Euroleon nostras (Geoffroy en Fourcroy, 1785)

2.3. Identificación de los adultos de Myrmeleontidae de la Península Ibérica y Baleares.

2.3.1. Comentarios previos.

Se ha tratado de utilizar para esta clave caracteres de morfología externa y venación, lo más sencillos posibles, que sean suficientes para la identificación específica de los ejemplares. En ella se segregan los taxa a nivel de género y de especie. Para los géneros monoespecíficos (*Acanthaclisis*, *Synclisis*, *Euroleon*, *Gymnocnemis*, *Macronemurus*, *Myrmecaelurus*, *Megistopus*, *Nemoleon*, *Solter*, *Tricholeon*), alcanzado el nivel de género, se consigue la identificación a nivel de especie, según se indica. Para los restantes géneros (*Palpares*, *Myrmeleon*, *Creoleon*, *Neuroleon*, *Distoleon*) se añaden otros pasos para la identificación de sus correspondientes especies.

Ya se ha descrito en el capítulo 1 la morfología general que presentan los adultos de la familia. Una de las características para definir los imagos, es sin duda el tipo de venación alar, y en la figura 2.1, siguiendo a Aspöck *et al.* (1980), Krivokhatsky (2011) y Monserrat y Acevedo (2013), están detalladas las venación y la nomenclatura empleada. Asimismo, la coloración de las venas, el abdomen y el pronoto también son muy útiles taxonómicamente. La presencia o ausencia en la base de las alas posteriores de algunos machos de *pilula axilaris*, estructuras relacionadas con la detección de feromonas, es igualmente útil en algunos casos para la identificación (ver Fig. 1.4). Los palpos labiales también son muy utilizados para identificar taxones en la bibliografía (ver Fig. 1.1-A) (ejemplos: Capra, 1976; Akoudjun y Michel, 2011; Michel, 2014), sin embargo han sido utilizados aquí únicamente para diferenciar el género *Palpares*, debido a que otras características morfológicas igualmente válidas son más sencillas de detectar. Otros caracteres empleados para identificar las especies se encuentran en las patas (Fig. 2.5), donde la presencia y longitud de los espolones tibiales, así como el tamaño de las tibias respecto al tarso han sido usadas (ver Fig. 1.1-B). En el abdomen, la presencia de estructuras relacionadas con la reproducción en los machos es a veces característica. Típicamente, los machos de algunos taxones presentan expansiones del ectoprocto a modo de dos cercos en el extremo abdominal, estructuras útiles por su sencilla observación (ver Fig. 1.5-A). Además, la especie *Myrmecaelurus trigrammus* (Pallas, 1771) posee unas estructuras en los ejemplares

masculinos, denominadas pinces pilosos, que nos permiten diferenciar rápidamente los machos de esta especie del resto (Figs. 1.5-B, 2.23). Estas estructuras se encuentran en los segmentos VI y VII del abdomen.

2.3.2. Clave de identificación de los adultos de Myrmeleontidae de la Península Ibérica y Baleares.

1. Alas anchas, subtriangulares, portadoras de abundantes manchas pardas (Fig. 2.1-A). En las alas anteriores, las venas CUa₂ y CUp están fuertemente recurvadas en su recorrido paralelo antes de confluir, y la vena CUp es independiente de A₁ (Fig. 2.1-A). Palpos labiales alargados, con el palpómero distal más largo que la distancia interocular *Palpares* 2

- Alas estrechas, espatuladas o acintadas, sin abundantes manchas pardas o con pocas sombras de escasa extensión. En las alas anteriores, las venas CUa₂ y CUp son rectas y convergentes en su recorrido antes de confluir, y la vena CUp está fusionada con A₁ (Fig. 2.1-B). Palpos labiales cortos, con el palpómero distal más corto que la distancia interocular 3

2. Manchas pardas del abdomen interrumpidas en cada segmento, creando un patrón de líneas horizontales (Figs. 2.2-B, 2.7) *Palpares hispanus*

- Manchas pardas del abdomen formando líneas continuas, creando un patrón de líneas verticales (Figs. 2.2-A, 2.8) *Palpares libelluloides*

3. Campo costal de las alas anteriores con dos series de celdillas (Figs. 2.3-A, 2.3-B). Espolones distales de las tibias robustos, fuertemente acodados en ángulo recto 4

- Campo costal de las alas anteriores con una única serie de celdillas (Figs. 2.1-B, 2.3-C, 2.3-D, 2.3-E, 2.3-F). Espolones distales de las tibias tenues, rectos o levemente curvados, o no existen 5

4. En las alas anteriores, las series anterior y posterior de celdillas del campo costal son de similar tamaño (Figs. 2.3-A, 2.26) *Synclisis*, *Synclisis baetica*

- En las alas anteriores, la serie anterior de celdillas del campo costal es menor que las de la serie posterior (Figs. 2.3-B, 2.25) *Acanthaclisis*, *Acanthaclisis occitanica*

5. En las alas posteriores existen al menos 4-6 venillas transversales entre el origen del SR + Ma y la base del ala (Figs. 2.1-B, 2.3-D) 6

- En las alas posteriores existen 1, 2 al máximo, venillas transversales entre el origen del SR + Ma y la base del ala (Figs. 2.6-A, 2.6-C, 2.6-E, 2.6-G, 2.6-I) 13

6. Alas amarillento-pajizas, de coloración uniforme, sin manchas más oscuras, con venillas trasversales que se alinean con otras aparentando ser dos venas longitudinales (líneas de Banks, Figs. 2.3-C, 2.23). Abdomen del macho con dos pares de pinceles pilosos en los segmentos 6° y 7° (Fig. 2.23)*Myrmecaelurus*, ***Myrmecaelurus trigrammus***

- Alas pardo-pálidas o hialinas, con o sin numerosas sombras en las alas anteriores, sin venillas trasversales que se alinean con otras aparentando ser dos venas longitudinales (Figs. 2.). Abdomen del macho sin dos pares de pinceles pilosos en los segmentos 6° y 7°7

7. Ala anterior con vena CUp + A₁ paralelas a CUa₂ por una larga distancia. Alas anteriores y posteriores llamativamente manchadas (Figs. 2.1-B, 2.34) *Euroleon*, ***Euroleon nostras***

- Ala anterior con vena CUp + A₁ oblicuas y convergentes a CUa₂. Alas anteriores y posteriores con leves manchas pardas (figura 12) o sin manchas (Figs. 2.3-D)8

8. Alas anteriores con leves y numerosas manchas pardas; alas anteriores con el recorrido de las venas A₂ y A₃ más o menos paralelo (Figs. 2.3-D, 2.18)*Solter*, ***Solter liber***

- Alas anteriores sin manchas; en las alas anteriores el recorrido de las venas A₂ y A₃ no es paralelo (Figs. 2.27, 2.28, 2.29, 2.30, 2.31, 2.23-E)*Myrmeleon* 9

9. Pronoto pálido, con dos manchas oscuras sobre la línea media y dos alargadas a cada lado (Figs. 2.4-C)*Myrmeleon hyalinus*

- Pronoto oscuro sin esas manchas alargadas (Figs. 2.4-A, 2.4-B, 2.4-D, 2.4-E, 2.32-C)10

10. Pronoto con una banda pálida sobre la línea media y manchas pálidas más o menos circulares a cada lado (Figs. 2.4-D, 2.4-E, 2.32-C)11

- Pronoto sin banda pálida sobre la línea media y sin estas manchas pálidas circulares a los lados (Figs. 2.4-A, 2.4-B)12

11. Pronoto con el margen anterior pálido, una delgada línea pálida en la zona media y una mancha pálida aislada a cada lado (Fig. 2.4-D); alas anteriores con más de ocho venas trasversales presectoriales (Fig. 2.29)*Myrmeleon inconspicuus*

- Pronoto con los márgenes anterior y laterales pálidos, una línea pálida en la zona media y dos manchas pálidas a cada lado (Figs. 2.4-E, 2.32-C); alas anteriores con cinco a siete (raramente ocho) venas trasversales presectoriales (Figs. 2.31, 2.32-E)

.....*Myrmeleon almohadarum*

12. Alas anteriores < 35 mm. Sus campos cubital y anal sin o con un par (al máximo) de celdillas pentagonales (Figs. 2.28). Pronoto con mancha pálida sobre el margen anterolateral que no se extiende por su región lateral (Figs. 2.4-B)

.....*Myrmeleon gerlindae*

- Alas anteriores > 35 mm. Sus campos cubital y anal con numerosas celdillas pentagonales (Figs. 2.21). Pronoto con mancha pálida sobre el margen anterolateral que se extiende de forma marcada sobre su región lateral (Figs. 2.4-A)

.....*Myrmeleon formicarius*

13. Patas delgadas. Tibias sin espolones (Fig. 2.5-A)

.....*Gymnocnemia*, *Gymnocnemia variegata*

- Patas robustas. Tibias con espolones más o menos desarrollados, pero existentes ... 14

14. Alas anteriores con Cup + A₁ paralela al margen alar (Figs. 2.3-E, 2.3-F) 15

- Alas anteriores con Cup + A₁ oblicua y convergente con el margen alar (Figs. 2.6-A, 2.6-C, 2.6-E, 2.6-G, 2.6-I) 17

15. Alas anteriores con Cup + A₁ apenas un tramo final paralela con Cua₂, bifurcación de Cua distal al origen de Sr + Ma, alas posteriores marcadamente manchadas (Figs. 2.3-E), antenas, abdomen y patas alternativamente pálido-oscuro

.....*Tricholeon*, *Tricholeon relictus*

- Alas anteriores con Cup + A₁ paralela a CUa₂ por un largo tramo, bifurcación de Cua basal al origen de Sr + Ma, alas posteriores sin manchas, salvo un leve punto (Figs. 2.3-F, 2.11, 2.12.), antenas, abdomen y patas uniformemente pardos – grisáceos

.....*Creoleon* 16

16. Alas anteriores marcadamente manchadas, destacando una mancha en forma de V sobre el margen alar en la convergencia de Cup + A₁ y CUa₂ (Fig. 2.12)

.....*Creoleon aegyptiacus*

- Alas anteriores sin manchas destacables (Figs. 2.11) *Creoleon lugdunensis*

17. Patas largas y finas, tibias apenas más gruesas que el primer tarsómero, alas anteriores con una única mancha oscura sobre el margen posterior (Fig. 2.5-B, 2.21)
.....*Megistopus flavicornis*
- Patas robustas, tibias mucho más gruesas que el primer tarsómero, alas anteriores con o sin manchas, pero de tenerlas, son varias y no una única mancha oscura sobre el margen posterior18
18. Tarsos de las patas de mayor longitud que las tibias, alas muy estrechas, las anteriores con margen posterior salpicado de pequeñas manchitas pardas-negras (Fig. 2.5-C)*Nemoleon*, *Nemoleon notatus*
- Tarsos de las patas de similar o menor longitud que las tibias, alas no tan estrechas, las anteriores con o sin manchas, pero el margen posterior sin pequeñas manchas pardas-negras19
19. Espolones de las tibias anteriores algo más largos que los tres tarsómeros basales juntos (Fig. 2.5-D)*Distoleon* 20
- Espolones de las tibias anteriores más cortos que los tres tarsómeros basales juntos (Figs. 2.5-E, 2.5-F)21
20. Alas posteriores, y especialmente las anteriores manchadas, abdomen uniformemente negro con un par de pequeñas manchas amarillas por segmento (Figs. 2.15)*Distoleon tetragrammicus*
- Alas sin manchas (Figs. 2.14), abdomen alternado de líneas pardas y pálidas
.....*Distoleon annulatus*
21. Espolones de las tibias posteriores algo más largos que los dos tarsómeros basales juntos (Fig. 2.5-E), alas sin manchas (Fig. 2.13). Machos con largos cercos (ectoproctos) (Fig. 2.13)*Macronemurus*, *Macronemurus appendiculatus*
- Espolones de las tibias posteriores algo más cortos que los dos tarsómeros basales juntos, alas anteriores con dos bandas oblicuas más oscuras (Fig. 2.5-F). Machos sin largos cercos (ectoproctos)*Neuroleon* 22
22. Todas las estrías pardas sobre la vena radial de las alas anteriores son coincidentes con las venillas trasversales situadas bajo ella (Figs. 2.6-A, 2.6-G)23

- Solo algunas estrías pardas sobre la vena radial de las alas anteriores son coincidentes con las venillas trasversales situadas bajo ella (Figs. 2.6-B, 2.6-C, 2.6-I)24

23. Mancha pálida situada en el lateral de los segmentos anteriores del abdomen recorriéndolos de forma continua (Figs. 2.6-A, 2.6-B)*Neuroleon arenarius*

- Manchas pálidas situada en el lateral de los segmentos anteriores del abdomen interrumpidas en cada segmento (Figs. 2.6-G, 2.6-H)*Neuroleon ocreatus*

24. Existen dos manchas pálidas situadas en el lateral de los segmentos abdominales anteriores, espolones tibiales del tercer par de patas de similar longitud que el tarsómero basal (Figs. 2.6-I, 2.6-J)*Neuroleon distichus*

- Sin o con una única mancha pálida situada en el lateral de los segmentos abdominales anteriores, espolones tibiales del tercer par de patas o más cortos o más largos que el tarsómero basal (Figs. 2.6-C, 2.6-D, 2.6-E, 2.6-F)25

25. Espolones tibiales del primer par de patas tan largos como los dos primeros tarsómeros basales juntos, espolones tibiales del tercer par de patas algo más largos que el tarsómero basal. Cara externa del fémur del tercer par de patas negro en su porción media. Manchas pálidas situadas en el lateral de los segmentos abdominales anteriores no superan la antecosta (Figs. 2.6-E, 2.6-F)*Neuroleon nemausiensis*

- Espolones tibiales del primer par de patas algo más largos que el primer tarsómero basal, espolones tibiales del tercer par de patas más cortos que el tarsómero basal. Cara externa del fémur del tercer par de patas pálido en su porción media. Manchas pálidas situadas en el lateral de los segmentos abdominales anteriores cabalgando sobre la antecosta (Figs. 2.6-C, 2.6-D)*Neuroleon egenus*

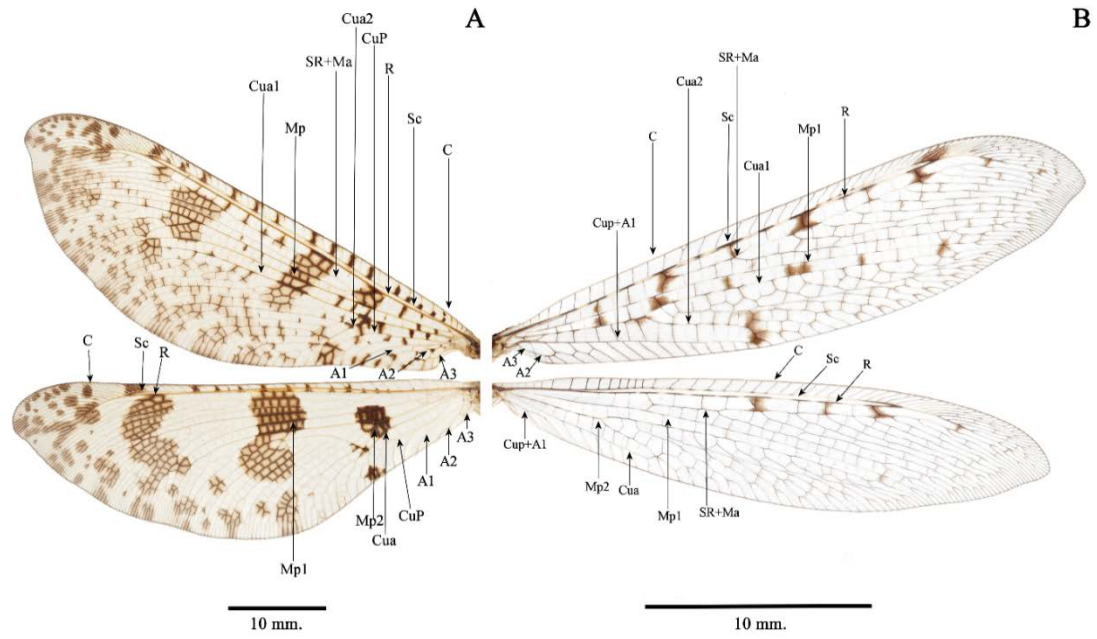


Figura 2.1. Esquema general de la venación de las alas de los adultos de la familia Myrmeleontidae. A: alas izquierdas de *Palpares hispanus* Hagen, 1860; B: alas derechas de *Euroleon nostras* (Geoffroy en Fourcroy, 1785).



Figura 2.2. Detalle del abdomen de las dos especies de *Palpares*: A: *P. libelluloides* (Linnaeus, 1764); B: *P. hispanus* Hagen, 1860.

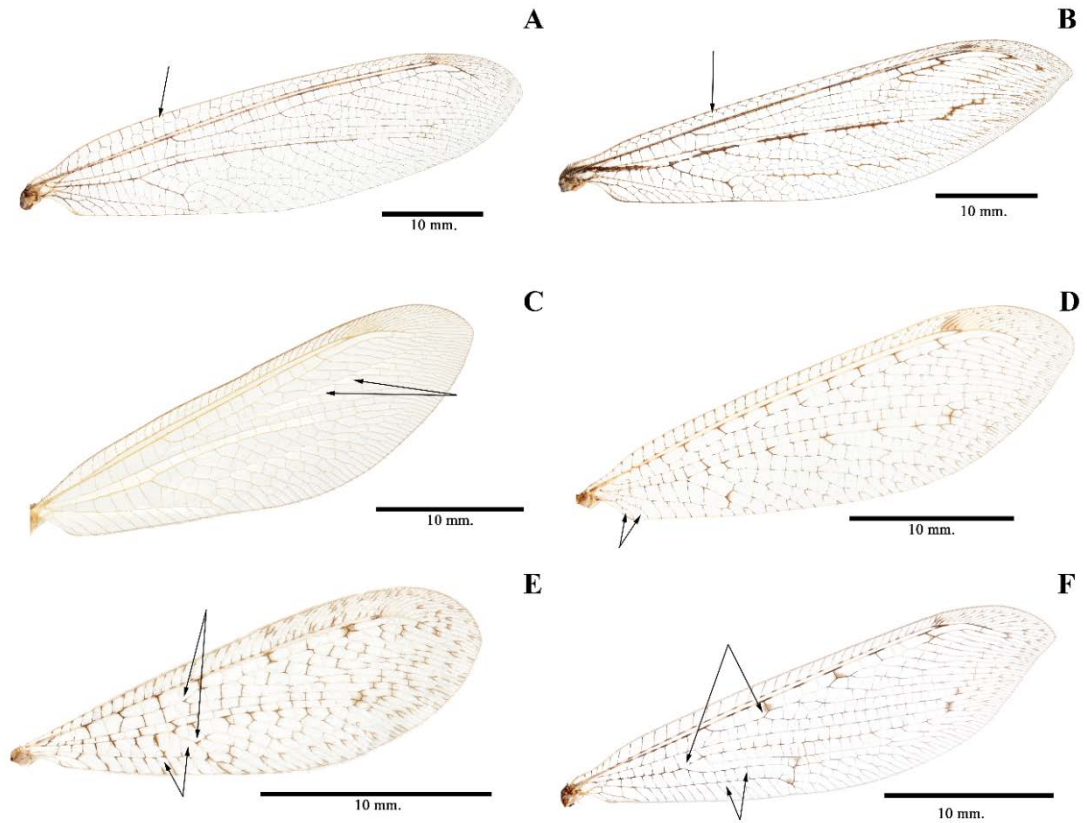


Figura 2.3. Detalle de las alas de diferentes especies: A: *Synclisis baetica* (Rambur, 1842); B: *Acanthaclisis occitanica* (Villers, 1789); C: *Myrmecaelurus trigrammus* (Pallas, 1771); D: *Solter liber* Navás, 1912; E: *Tricholeon relictus* Hölzel y Monserrat, 2002; F: *Creoleon aegyptiacus* (Rambur, 1842). Con flechas se señalan los caracteres diagnósticos indicados en la clave de identificación.



Figura 2.4. Detalle del pronoto de las diferentes especies de *Myrmeleon*: A: *Myrmeleon formicarius* Linnaeus, 1767; B: *Myrmeleon gerlindae* Hölzel, 1974; C *Myrmeleon hyalinus* Olivier, 1811; D: *Myrmeleon inconspicuus* Rambur; E: *Myrmeleon almohadarum* Badano, Acevedo, Pantaleoni y Monserrat, 2016. 1842. A diferentes escalas.

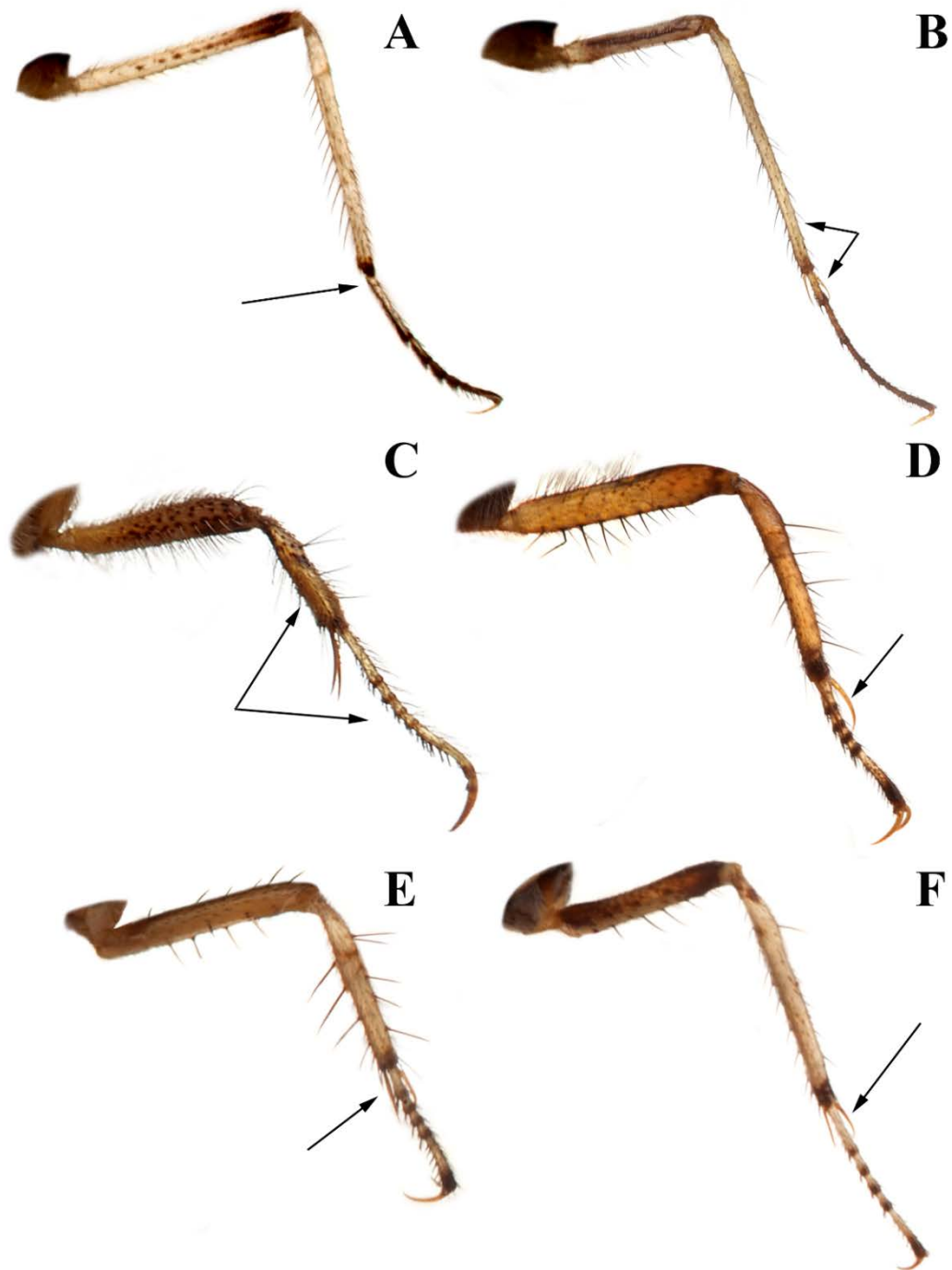


Figura 2.5. Detalle de las patas metatorácicas de los géneros: A: *Gymnocnemia*; B: *Megistopus*; C: *Nemoleon*; D: *Distoleon*; E: *Macronemurus*; F: *Neuroleon* (a diferentes escalas). Las flechas señalan los caracteres distintivos según la clave de identificación.

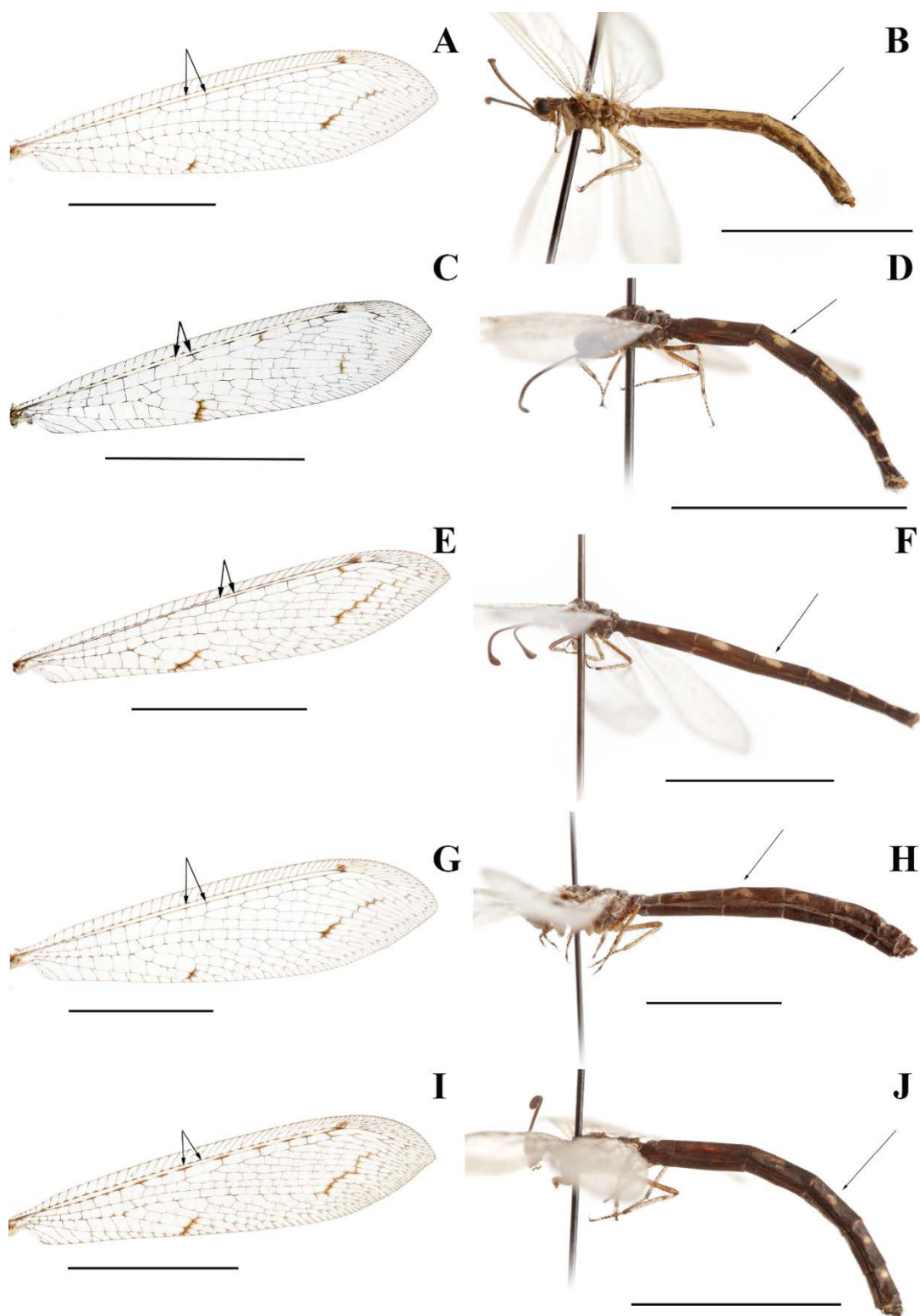


Figura 2.6. Detalle de las alas y el abdomen las diferentes especies de *Neuroleon*: A-B *Neuroleon arenarius* (Navás, 1904); C-D: *Neuroleon egenus* (Navás, 1915); E-F: *Neuroleon nemausiensis* (Borkhausen, 1791); G-H: *Neuroleon ocreatus* (Navás, 1904); I-J: *Neuroleon distichus* (Navás, 1903). Las flechas señalan los caracteres distintivos según la clave de identificación (escala: 10 mm).

2.4. Citas bibliográficas, medidas alares, y distribución geográfica, fenológica y altitudinal de los taxones de Myrmeleontidae en la Península Ibérica y Baleares.

Subfamilia PALPARINAE Banks, 1911

Tribu Palparini Banks, 1911

Género *Palpares* Rambur, 1842

Es el mayor género de la subfamilia Palparinae con 67 especies descritas. La zona afrotropical (Mansell 1992b, 2004), es donde presentan la mayor diversidad, alcanzando dos especies el sur de Europa (Stange, 2004; Monserrat y Acevedo, 2013).

Palpares hispanus Hagen, 1860 (Figs. 2.1-A, 2.2-A, 2.7).

Palpares hispanus Hagen, 1860: Hagen, 1860a: 40, 1860b: 361; Pictet, 1865: 76, 110; Hagen, 1866a: 288, 1866b: 456, 1873: 255; McLachlan, 1873: 128; Brauer, 1876: 289; Bolívar, 1878: 63; Kolbe, 1884: 135; McLachlan, 1889: 344, 345, 346; Bolívar, 1890: 31; McLachlan, 1902a: 33, 1902b: 129; Navás, 1902b: 103, 1904a: 10, 1905c: 28, 1907b: 100, 1913d: 11, 1914a: 749, 1914f: 607, 1924a: 44, 1925b: 23; Morton, 1925: 405; Monserrat, 1978a: 59, 1979b: 410, 1982: 70, 1985d: 476; Monserrat y Díaz-Aranda, 1987: 175; Díaz-Aranda y Monserrat, 1988c: 215; Aspöck *et al.*, 2001a: 226; Stange, 2004: 53; Monserrat y Acevedo, 2011: 125; Ábrahám, 2012: 65, 86, 87, 92, 93, 96, 98; Monserrat y Triviño, 2013: 19, 106; Monserrat y Acevedo, 2013: 291; Barreda *et al.*, 2015: 19.

Palpares hispanicus (sic) Hagen, 1860: Esben-Petersen, 1931:2; Mountfort, 1968: 191, 162.

Fenología: entre los meses de mayo y agosto.

Altitud: entre los 10 y los 2000 metros.

Medidas: longitudes alares del macho (máx.-mín.). Ala anterior: 55.0-45.0 mm, ala posterior 53.9-42.6 mm. Longitudes alares de la hembra (máx.-mín.). Ala anterior: 58.1-47.5 mm, ala posterior 57.7-42.6 mm.

Distribución: mediterránea conocida de la Península Ibérica, Marruecos, Argelia, Túnez, Libia y Egipto. (Stange, 2004; Monserrat y Acevedo, 2013). Distribución en la Península Ibérica e Islas Baleares según mapa 2.1.

Nuevo material estudiado: Portugal. El Algarve, s. f. 1 ejemplar fotografiado por N. Fonseca.

Palpares libelluloides (Linnaeus, 1764) (Figs. 2.2-B, 2.8).

Palpares libelluloides (Linnaeus, 1764): Rambur, 1842a: 368; Rosenhauer, 1856: 367; Pictet, 1865: 75; Hagen, 1866a: 288; Brauer, 1876: 289; Cuní y Martorell, 1880a: 242; Kolbe, 1884: 136; Novak, 1891: 51; Cuní y Martorell, 1897: 324, 1899: 5; Navás, 1900a: 96, 1904a: 10, 1905c: 27, 1907b: 100, 1912c: 1, 1912e: 183, 1913a: 80, 1913b: 67, 1913d: 10, 1914a: 749, 1914f: 607, 1915: 29, 47, 1916a: 154, 1917: 86, 1919a: 193; Lucas, 1922: 263; Navás, 1924a: 39, 43, 1925b:23, 1927b: 112, 1930b: 160; Vidal y López, 1943: 14; Principi, 1966: 378; Cammaerts, 1967: 184; Steffan, 1975: 386; Popov, 1977: 274; Aspöck *et al.*, 1980: 10; Monserrat, 1984d: 45, 1985a: 476; Díaz-Aranda *et al.*, 1986b: 1134; Monserrat y Díaz-Aranda, 1987: 175; Monserrat, 1996: 12; Aspöck *et al.*, 2001a: 226; Whittington, 2002: 385; Stange, 2004: 55; Monserrat y Acevedo, 2011: 125; Monserrat y Triviño, 2013: 19, 107; Monserrat y Acevedo, 2013: 291; Monserrat *et al.*, 2013: 5.

Palpares libelloides (Linnaeus, 1764): Krivokhatsky, 2011: 93; Ábrahám, 2012: 76, 94.

Myrmeleon libelluloides Linnaeus, 1764: Hagen, 1860a: 40.

Fenología: entre los meses de junio y agosto.



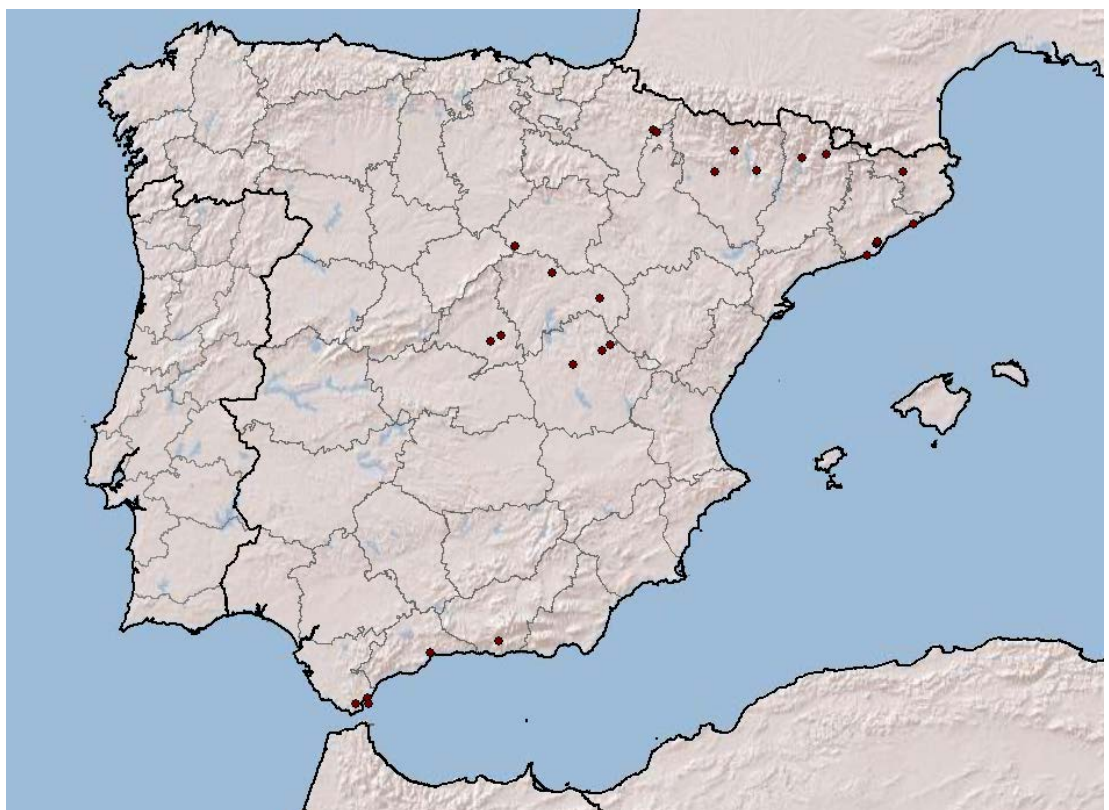
Figura 2.7. Aspecto del imago de *Palpares hispanus* Hagen, 1860.



Mapa 2.1. Distribución de *Palpares hispanus* en la Península Ibérica e Islas Baleares.



Figura 2.8. Aspecto del imago de *Palpares libelluloides* (Linnaeus, 1764).



Mapa 2.2. Distribución de *Palpares libelluloides* en la Península Ibérica e Islas Baleares.

Altitud: entre los 10 y los 1620 metros.

Medidas: longitudes alares del macho (máx.-mín.). Ala anterior: 58.5-49.5 mm, ala posterior 55.0-47.8 mm. Longitudes alares de la hembra (máx.-mín.). Ala anterior: 62.4-55.9 mm, ala posterior 61.0-54.3 mm.

Distribución: especie ampliamente distribuida en el Paleártico oeste, extendida al Cáucaso, Siria, Azerbaiyán, Irán e Irak. (Stange, 2004; Monserrat y Acevedo, 2013). Distribución en la Península Ibérica e Islas Baleares según mapa 2.2.

Nuevo material estudiado: Gibraltar. Gibraltar, 23.VI, 1 ♀. Walker leg.

Subfamilia MYRMELEONTINAE Latreille, 1902

Tribu Dendroleontini Banks, 1899

Género *Tricholeon* Esben-Petersen, 1925.

El género *Tricholeon* Esben-Petersen, 1925 comprende solamente tres especies descritas: dos limitadas al sur del continente africano (Mansell, 1988, 2000; Stange, 2004), y una distribuida por el sureste de la Península Ibérica (Hölzel y Monserrat, 2002; Monserrat y Acevedo, 2011; 2013).

***Tricholeon relictus* Hölzel y Monserrat, 2002 (Figs. 2.3-E, 2.9).**

Tricholeon relictus Hölzel y Monserrat, 2002: Hölzel y Monserrat, 2002: 1151; Fernández, 2003: 117; Monserrat, 2010: 20; Monserrat y Acevedo, 2011: 130 (dis, bio); Monserrat y Triviño, 2013: 19, 108; Monserrat y Acevedo, 2013: 299.

Fenología: entre finales de julio y principios de septiembre.

Altitud: entre los 10 y los 200 metros.

Medidas: longitudes alares del macho (máx.-mín.). Ala anterior: 21.2-18.6 mm, ala posterior 21.1-18.0 mm. Longitudes alares de la hembra (máx.-mín.). Ala anterior: 22.5-16.0 mm, ala posterior 22.5-15.8 mm.

Distribución: *T. relictus* es un endemismo español conocido hasta el momento únicamente de una pequeña área costera caracterizada por un clima muy suave y húmedo, situada al sur de Granada: La Herradura y el vecino monte de Cerro Gordo. La localidad tipo de la especie es el área residencial de Punta de la Mona en la Herradura, una colina con casas esparcidas intercaladas con jardines extensos y remanentes de la vegetación mediterránea original, compuesto por bosques abiertos de *Pinus halepensis* con espesa maleza/arbustos. (Acevedo *et al.*, 2014). Distribución en la Península Ibérica e Islas Baleares según mapa 2.3.

Nuevo material estudiado: España. Jaén: Arroyo Frío, 10.VIII.2011, 1 ejemplar fotografiado por C. Lopezosa.

Tribu Nemoleontini Banks, 1911.

Género *Nemoleon* Navás, 1909.

El género *Nemoleon*, principalmente afrotropical (Hölzel 2002; Stange 2004), comprende más de 20 especies, de las cuales solamente tres están distribuidas en el oeste de la región Paleártica (Aspöck *et al.*, 2001a; Stange, 2004).

***Nemoleon notatus* (Rambur, 1842) (Figs. 2.5-C, 2.10).**

Nemoleon notatus (Rambur, 1842): Navás, 1909b: 147, 1912a: 30, 1913d: 34, 1913e: 116, 1914a: 763, 1914d: 187, 1914f: 631, 1916e: 18; Esben-Petersen, 1918: 108; Navás, 1924a: 65, 1925b: 34, 1929a: 39; Kimmins, 1939: 108; Vidal y López, 1943: 16; Handschin y Markl, 1955: 81; Aspöck *et al.*, 1980: 12; Monserrat, 1983: 126, 1984b: 96, 1985a: 481; Díaz-



Figura 2.9. Aspecto del imago de *Tricholeon relictus* Hölzel y Monserrat, 2002.



Mapa 2.3. Distribución de *Tricholeon relictus* en la Península Ibérica e Islas Baleares.



Figura 2.10. Aspecto del imago de *Nemoleon notatus* (Rambur, 1842).



Mapa 2.4. Distribución de *Nemoleon notatus* en la Península Ibérica e Islas Baleares.

Aranda y Monserrat, 1988c: 216; Monserrat y Díaz-Aranda, 1988: 89, 1989: 49; Aspöck *et al.* 2001a: 224; Stange, 2004: 119; Monserrat, 2005: 81; Monserrat y Triviño, 2013: 19, 103; Monserrat y Acevedo, 2013: 299; Barreda *et al.*, 2015: 19.

Myrmeleon notatus Rambur, 1842: Rambur, 1842: 402; Walker, 1853: 369; Rosenhauer, 1856: 367; Hagen, 1860 b: 367; Pictet, 1865: 79, 110; Hagen, 1866a: 290, 1866b: 445; McLachlan, 1873: 137; Brauer, 1876: 290; Navás, 1904b: 24, 25, 1907b: 96, 97; Andreu, 1909: 160.

Myrmeleon innotatus (sic) Rambur, 1842: Navás, 1900a: 96.

Fenología: entre los meses de junio y septiembre.

Altitud: entre los 10 y los 1300 metros.

Medidas: longitudes alares del macho (máx.-mín.). Ala anterior: 32.7-28.8 mm, ala posterior 31.6-27.6 mm. Longitudes alares de la hembra (máx.-mín.). Ala anterior: 31.0-30.2 mm, ala posterior 29.8-29.7 mm.

Distribución: *N. notatus* es una especie ampliamente distribuida alcanzando el norte de África, Medio-Este y la parte más sur del Oeste de Europa (España, incluyendo Islas Baleares y Cerdeña) (Stange, 2004; Monserrat y Acevedo, 2013; Badano y Pantaleoni, 2014). Distribución en la Península Ibérica e Islas Baleares según mapa 2.4.

Género *Creoleon* Tillyard 1918.

El género *Creoleon*, con 58 especies conocidas, es uno de los géneros con más especies de la tribu Nemoleontini y está ampliamente distribuido en Eurasia y África (Aspöck *et al.*, 2001a; Stange, 2004; Oswald, 2016).

Creoleon lugdunensis (Villers, 1789) (Fig. 2.11).

Creoleon lugdunensis (Villers, 1789): Steffan, 1975: 397; Hölzel, 1976: 37; Monserrat, 1977: 14, 57, 58, 1978a: 61, 1978b: 173; Insom *et al.*, 1979: 41; Monserrat, 1979a: 19, 1979b: 411, 1980a: 173, 1980b: 183; Aspöck *et al.*, 1980: 10, 12; Monserrat, 1982: 72, 1984a: 169, 1984b: 97, 1984c: 156, 1984d: 32, 1985a: 481, 1985c: 85, 1986: 98; Díaz-Aranda, Monserrat y Marín, 1986a: 1125, 1986b: 1135; Monserrat y Díaz-Aranda, 1987: 176, 1988: 89; Díaz-Aranda y Monserrat, 1988a: 115, 1988b: 220, 1988c: 216; Monserrat y Díaz-Aranda, 1989: 50; Marín y Monserrat, 1990: 223, 1991: 180; Marín, 1994: 260; Monserrat *et al.*, 1994: 45; Marín y Monserrat, 1995a: 39, 1995b: 112: 113; Monserrat, 1996: 12; Aspöck *et al.*, 2001a: 290; Whittington, 2002: 381; Stange, 2004: 141; Monserrat, 2005: 81, 2011: 162; Monserrat y Acevedo, 2011: 129; Krivokhatsky, 2011: 179; Barreda, 2013b: 77; Monserrat y Triviño, 2013: 19, 97; Monserrat *et al.*, 2013: 5; Monserrat y Acevedo, 2013: 300; Barreda *et al.*, 2015: 20.

Creagris plumbea (Olivier, 1811): Navás, 1913d: 21, 1914i: 40, 1914d: 188, 1914g: 212; Gil, 1915: 26; Navás, 1915: 28, 1916b: 172, 1917: 86.

Creagris plumbeus (Olivier, 1811): Hagen, 1866a: 289; Bolívar, 1878: 62; Cuní y Martorell, 1880: 242; MacLachlan, 1889: 344, 345; Bolívar, 1890: 31; Cuní y Martorell, 1897: 324; Navás, 1900a: 95, 1902b: 102; MacLachlan, 1902a: 33, 1902b: 130; Ventalló, 1904: 115; Navás, 1904b: 19, 1904d: 143, 1904e: 128, 1905a: 506, 1905b: 111, 116, 125, 128; Lucas, 1906b: 277; Navás, 1907b: 98; Andreu, 1909: 160; Cáceres, 1909: 291; Navás, 1909a: 376, 1909c: 176, 1910: 45, 1913a: 81, 1913b: 67, 1913c: 99; Compte, 1968: 143; Monserrat, 1977: 61.

Creoleon lugdunense (Villers, 1789): Mândru, 1961: 332; Berland, 1962: 55; Steinmann, 1963: 224; Compte, 1967: 132; Monserrat, 1981: 153, 1987a: 135; Séméria y Berland, 1988: 90.

Creoleon plumbens (sic) (Olivier, 1811): Navás, 1922a: 7, 1927d: 122.

Creoleon plumbeus (Olivier, 1811): MacLachlan, 1903: 225; Navás, 1904c: 200, 1905c: 28, 1913f: 11, 1919a: 194, 1922d: 148; Cervera, 1922: 148; Navás, 1923: 167, 1924a: 78, 1924b: 7, 1924c: 123, 1925b: 39, 1927b: 113, 1928a: 96, 1928c: 43, 1932b: 13; Vidal y

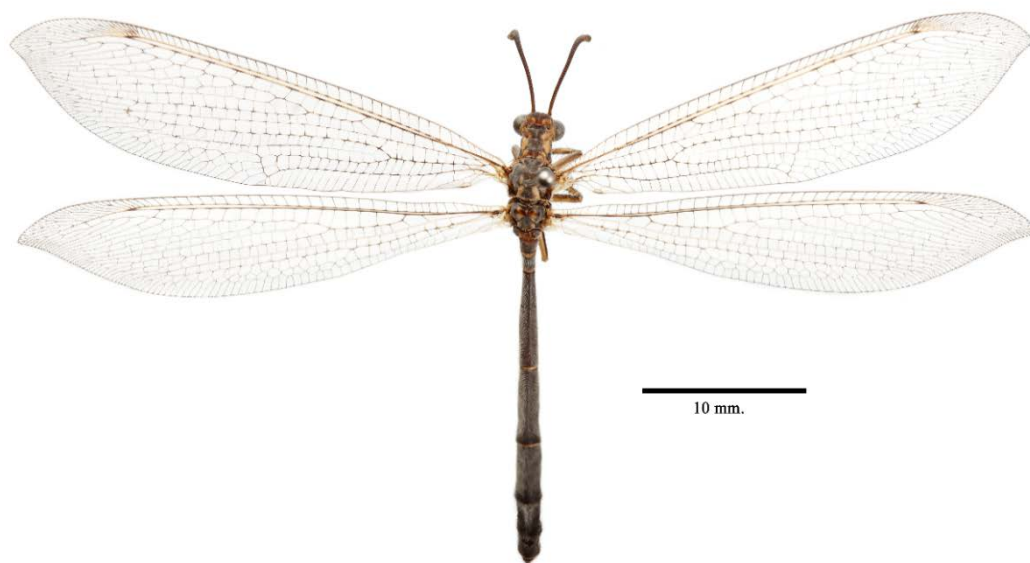
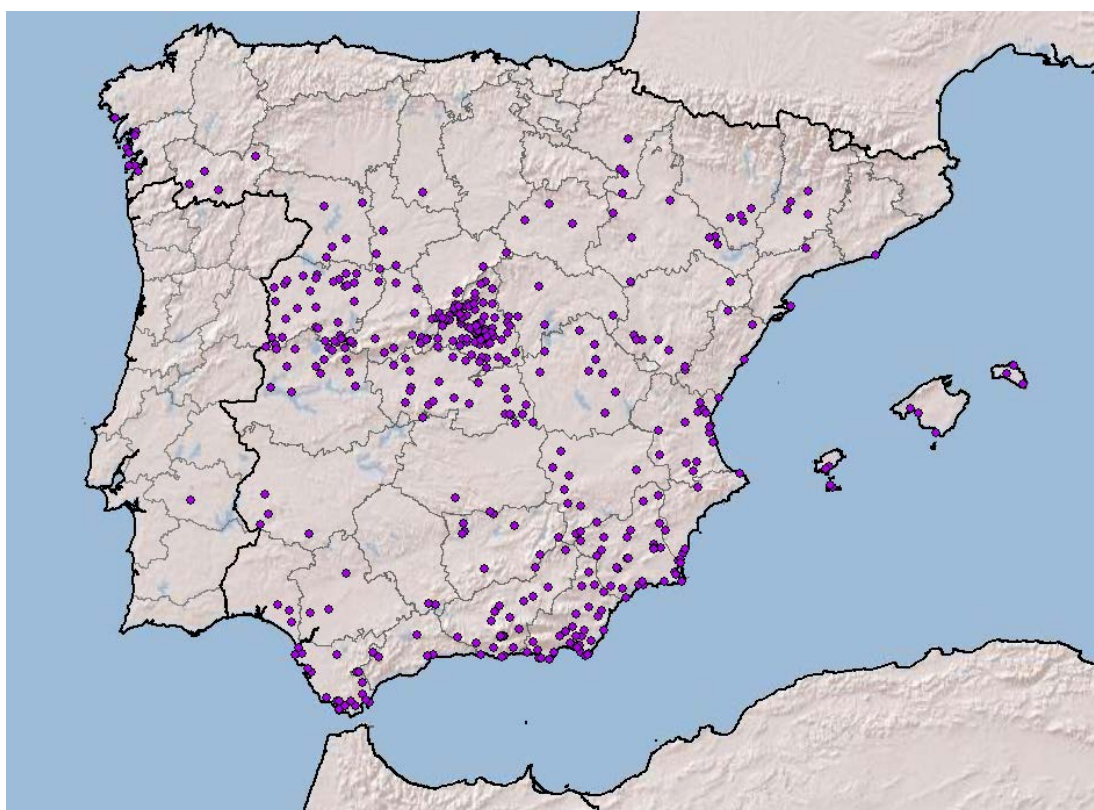


Figura 2.11. Aspecto del imago de *Creoleon lugdunensis* (Villers, 1789).



Mapa 2.5. Distribución de *Creoleon lugdunensis* en la Península Ibérica e Islas Baleares.

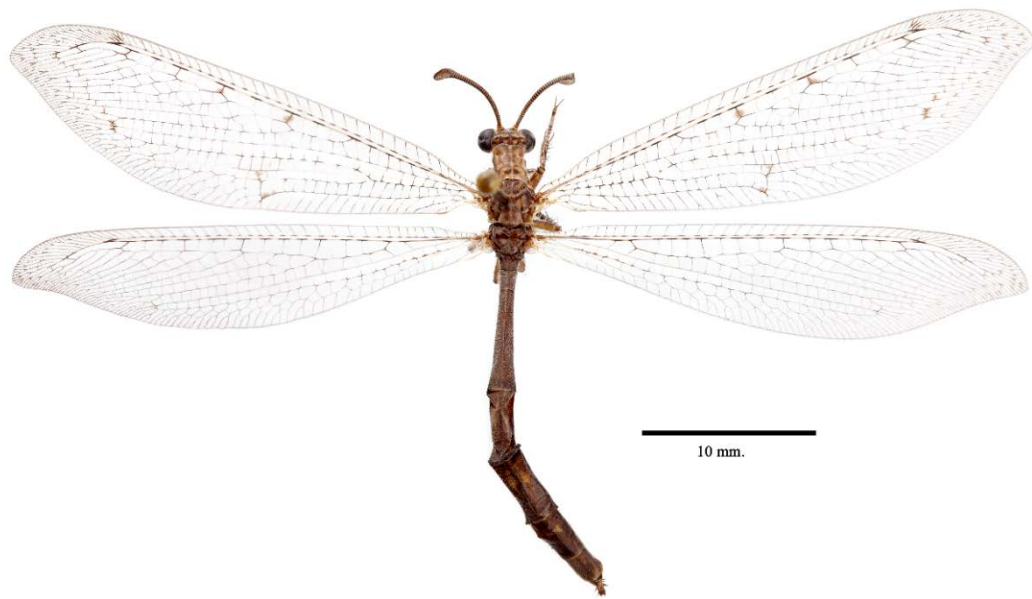
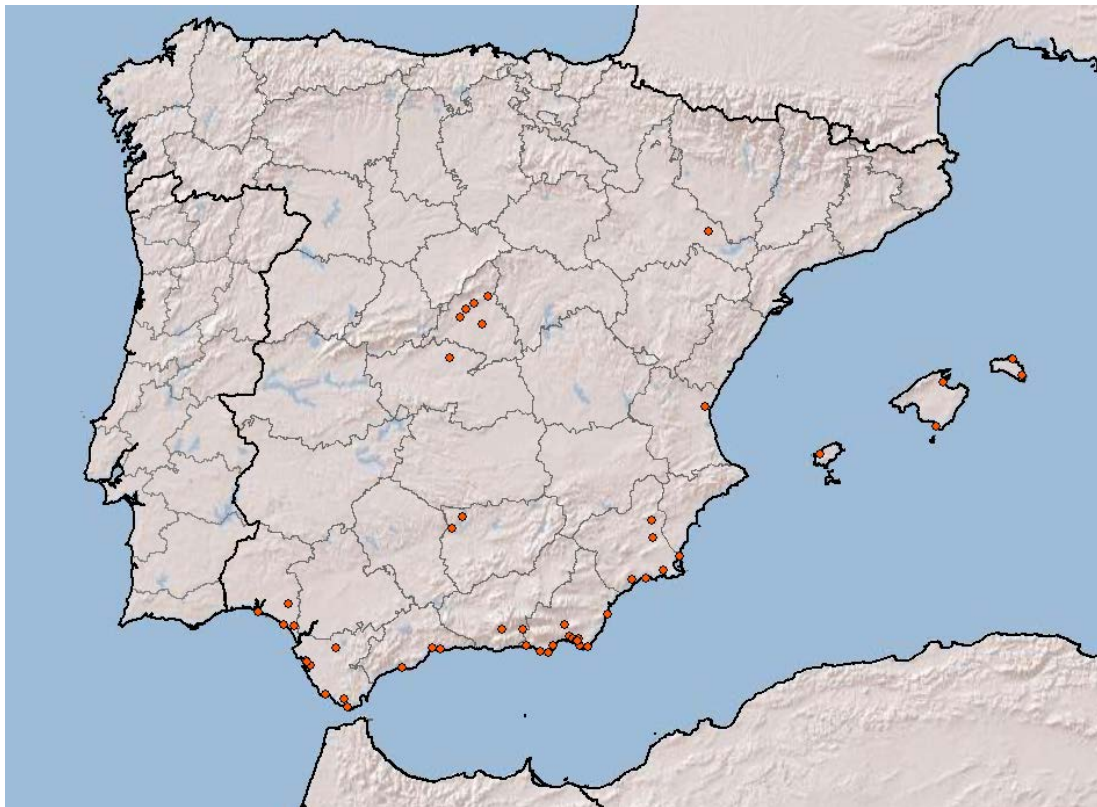


Figura 2.12. Aspecto del imago de *Creoleon aegyptiacus* (Rambur, 1842).



Mapa 2.6. Distribución de *Creoleon aegyptiacus* en la Península Ibérica e Islas Baleares.

López, 1943: 17; Monserrat, 1977: 61, 62; Whittington, 2002: 381; Monserrat, 2011: 162.
Creoleon plumbeus maculosa Navás, 1927: Navás, 1927e: 80; Monserrat, 1977: 61.
Myrmecaelurus pallidipennis (Rambur, 1842): Costa, 1855: 17.
Myrmeleon pallidipennis Rambur, 1842: Rambur, 1842: 395; Schneider, 1845: 341;
 Walker, 1853: 352; Rosenhauer, 1856: 367; Cuni y Martorell, 1897: 324; Navás, 1900a: 95.
Myrmeleon plumbens (sic) Olivier, 1811: Hagen, 1858: 126; Bosca Seytre, 1916: 48;
 Navarro *et al.*, 1988a: 53.

Myrmeleon plumbeus Olivier, 1811: Pictet, 1865: 77.

Fenología: entre los meses de marzo y octubre.

Altitud: entre los 10 y los 1250 metros.

Medidas: longitudes alares del macho (máx.-mín.). Ala anterior: 36.6-26.8 mm, ala posterior 24.0-25.3 mm. Longitudes alares de la hembra (máx.-mín.). Ala anterior: 37.8-25.0 mm, ala posterior 34.9-24.2 mm.

Distribución: especie mediterránea del oeste distribuida por el oeste de Europa y Norte de África (Stange, 2004; Monserrat y Acevedo, 2013). Distribución en la Península Ibérica e Islas Baleares según mapa 2.5.

Nuevo material estudiado: España. Barcelona, Aeropuerto del Prat, s. f., 1 ejemplar fotografiado por M. Lozano. Madrid: Hoyo de Manzanares, 18.VI.2014, 7 ♂ y 7 ♀, F. Acevedo leg.

Creoleon aegyptiacus (Rambur, 1842) (Fig. 2.12).

Creoleon aegyptiacus (Rambur, 1842): Auber, 1955a: 54; Berland, 1962: 55; Hölzel, 1976: 35; Monserrat, 1977: 14, 57, 62, 1979a: 19, 1984b: 111, 1985a: 483, 1985c: 85, 1986: 98; Séméria y Berland, 1988: 91; Marín y Monserrat, 1995b: 112: 113; Monserrat, 1996: 12; Aspöck *et al.*, 2001a: 291; Whittington, 2002: 381; Stange, 2004: 135; Monserrat, 2005: 81; Monserrat y Acevedo, 2011: 129; Monserrat y Triviño, 2013: 19, 96; Monserrat y Acevedo, 2013: 300; Barreda *et al.*, 2015: 19.

Creagris plumbeus nigrum (Rambur, 1842): Bolívar, 1890: 31.

Creagris submaculosa (Rambur, 1842): Esben-Petersen, 1918: 116.

Creagris submaculosus (Rambur, 1842): Hagen, 1866a: 290, 1866b: 402; Brauer, 1876: 289.

Creagris v-nigrum (Rambur, 1842): Hagen, 1866a: 290, 1866b: 402; Brauer, 1876: 289; McLachlan, 1889: 345; Navás, 1904b: 20, 1905c: 28, 1907b: 99; Morton, 1907: 2; Andreu, 1909: 160; Navás, 1913d: 22, 1914a: 755, 1914d: 188, 1914f: 618, 1916b: 172; Esben-Petersen, 1918: 116; Compte, 1968: 143.

Creoleon submaculosus (Rambur, 1842): Monserrat, 1977: 62.

Creoleon v-nigrum (Rambur, 1842): McLachlan, 1873: 135; Navás, 1919b: 221, 1924a: 80, 1924b: 7, 1925b: 40, 1931a: 117; Vidal y López, 1943: 17; Auber, 1955a: 54; Berland, 1962: 55; Monserrat, 1977: 62, 1978a: 61, 1984 b: 111, 1986: 98; Séméria y Berland, 1988: 91.

Creoleon v-nigrum (Rambur, 1842): Navás, 1928a: 96.

Creoleon v-nigrum collina Navás, 1919: Navás, 1919b: 220, 1924a: 80, 1925b: 40; Compte, 1967: 132.

Creoleon v-nigrum submaculosa (Rambur, 1842): Navás, 1919b: 219, 1924a: 80, 1925b: 40; Compte, 1967: 132.

Creoleon v-nigrum submaculosus (Rambur, 1842): Navás, 1927c: 95; Capra, 1937: 57, 1976: 553.

Myrmeleon submaculosus Rambur, 1842: Rambur, 1842: 396; Walker, 1853: 352; Rosenhauer, 1856: 367; Hagen, 1860b: 364; Pictet, 1865: 77, 110; McLachlan, 1873: 136.

Myrmeleon v-nigrum Rambur, 1842: Rambur, 1842: 394; Rosenhauer, 1856: 367; Hagen, 1860b: 364; Pictet, 1865: 76, 110; McLachlan, 1873: 136.

Fenología: entre los meses de mayo y septiembre.

Altitud: entre los 10 y los 2000 metros.

Medidas: longitudes alares del macho (máx.-mín.). Ala anterior: 31.7-28.0 mm, ala posterior 28.9-25.0 mm. Longitudes alares de la hembra (máx.-mín.). Ala anterior: 32.1-28.0 mm, ala posterior 30.1-27.6 mm.

Distribución: especie holomediterránea expansiva, en Monserrat y Acevedo (2013) ya se comentaba que la identidad de esta especie respecto a *Creoleon v-nigrum* (Rambur, 1842) no está resuelta, pudiendo en realidad ser esta última una especie válida. Distribución en la Península Ibérica e Islas Baleares según mapa 2.6.

Género *Macronemurus* Costa, 1855

Género con 34 especies descritas, principalmente afrotropical con pocos miembros en la región Paleártica y en India; algunas especies están distribuidas en Oriente Medio hasta China, y dos especies están distribuidas en Europa (Aspöck *et al.*, 2001a; Stange, 2004).

Macronemurus appendiculatus (Latreille, 1807) (Figs. 2.5-E, 2.13).

Macronemurus appendiculatus (Latreille, 1807): Costa, 1855: 9; Hagen, 1866a: 290; Brauer, 1876: 289; Bolívar, 1878: 62, 63; Cuní y Martorell, 1880: 221, 1882: 89, 1888: 163, 1897: 324; McLachlan, 1889: 346; Bolívar, 1890: 31; Novak, 1891: 52; Cuní y Martorell, 1899: 12; Navás, 1900a: 95; McLachlan, 1902b: 130; Navás, 1902a: 116, 1902b: 102, 1902c: 46; McLachlan, 1903: 225; Ventalló, 1904: 115; Navás, 1904b: 20, 1904c: 200, 1904d: 143, 1904e: 128, 1905a: 506, 1905b: 111, 117, 125, 128, 1905c: 29, 1905e: 18, 1907b: 99; Cáceres, 1909: 291; Andreu, 1909: 160; Navás, 1909a: 376, 1909c: 176, 1910: 36, 45, 46, 49, 52, 1913b: 67, 76, 1913c: 99, 1913d: 35, 1914a: 763, 1914b: 175, 1914d: 187, 1914f: 632, 1914g: 212, 1915: 50, 68, 73, 76; Gil, 1915: 26; Navás, 1916a: 154, 1916e: 79, 1917: 86; Vidal y López, 1917: 32; Navás, 1919a: 193, 1919c: 42, 1921a: 150, 1921b: 63, 1922a: 7, 1922c: 108, 1922d: 148; Cervera, 1922: 148; Navás, 1923: 167, 1924a: 63, 1924b: 7, 1925b: 33, 1925c: 135, 1927b: 113, 1927c: 95, 1927d: 122, 1928a: 93, 1928b: 165, 1928c: 43, 1929a: 39, 1930a: 51, 1930b: 161; Morton, 1930: 4; Navás, 1932a: 288; Capra, 1934: 96; Vidal y López, 1943: 16; Compte, 1967: 133, 1968a: 142; Steffan, 1975: 400; Capra, 1976: 550; Monserrat, 1977: 15, 49, 1978a: 60, 1978b: 172; Aspöck *et al.*, 1980: 10, 12; Morgan, 1980: 119; Monserrat, 1980a: 172, 1980b: 183, 1981: 153, 1982: 71, 1984a: 169, 1984b: 95, 1984c: 154, 1984d: 32, 1985a: 478, 1985b: 90, 1985c: 84, 1986: 97; Díaz-Aranda *et al.*, 1986a: 1125, 1986b: 1135; Monserrat, 1986: 97, 1987a: 134; Hölzel, 1987a: 377; Marín y Monserrat, 1987: 350-359; Monserrat y Díaz-Aranda, 1987: 176; Díaz-Aranda y Monserrat, 1988a: 114, 1988b: 219, 1988c: 206; Monserrat y Díaz-Aranda, 1988: 89, 1989: 49; Marín y Monserrat, 1990: 223, 1991: 180; Marín, 1994: 260; Monserrat, Marín y Díaz-Aranda, 1994: 44; Marín y Monserrat, 1995a: 39, 1995b: 113; Monserrat, 1996: 12; Aspöck *et al.*, 2001a: 269; Whittington, 2002: 383; Stange, 2004: 184; Monserrat, 2005: 80; Monserrat y Triviño, 2013: 19, 99; Barreda, 2013a: 79; Monserrat *et al.*, 2013: 5; Monserrat y Acevedo, 2013: 307; Barreda *et al.*, 2015: 20.

Macroneumurus appendiculatus (Latreille, 1807) (sic): Bosca Seytre, 1916: 48.

Myrmeleon appendiculatus Latreille, 1807: Rambur, 1842: 397; Walker, 1853: 356; Rosenhauer, 1856: 367; Pictet, 1865: 78, 110; Monserrat, 1977: 51.

Fenología: entre los meses de junio y noviembre.

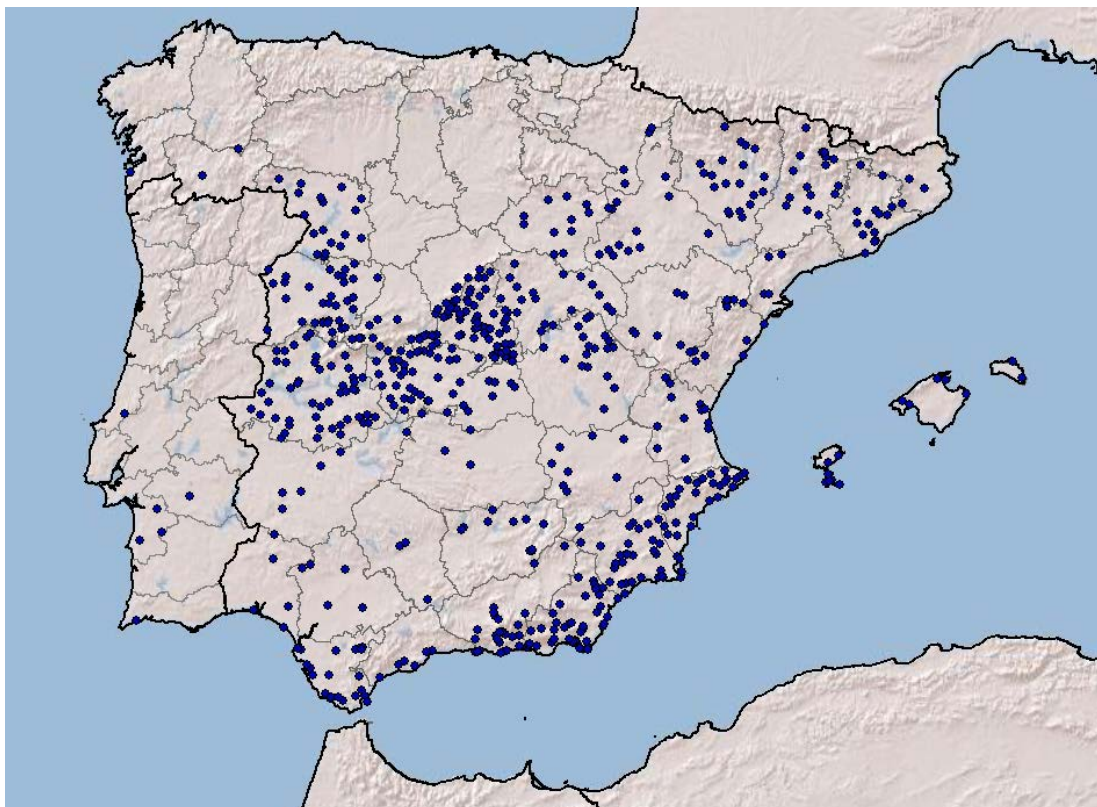
Altitud: entre los 10 y los 2250 metros.

Medidas: longitudes alares del macho (máx.-mín.). Ala anterior: 26.7-17.2 mm, ala posterior 25.1-16.8 mm. Longitudes alares de la hembra (máx.-mín.). Ala anterior: 27.1-18.9 mm, ala posterior 26.2-18.5 mm.

Distribución: Elemento Mediterráneo típico, ampliamente distribuido en el suroeste de Europa y norte de África (Monserrat y Acevedo, 2013). Distribución en la Península Ibérica e Islas Baleares según mapa 2.7.



Figura 2.13. Aspecto del imago de *Macronemurus appendiculatus* (Latreille, 1807).



Mapa 2.7. Distribución de *Macronemurus appendiculatus* en la Península Ibérica e Islas Baleares.

Nuevo material estudiado: España. Almería: Rambla del Toyo, 11.VII.2014, 1 ♂, F. Acevedo leg.; Sierra de Adra, 10.VII.2014, 1 ♂ F. Acevedo y M. A. Dionisio legs.; Tabernas, Rambla del Mini-Hollywood, 12.VII.2014, 1 ♂ y 1 ♀, y M. A. Dionisio legs. Ciudad Real, P. N. Cabañeros, 29.VII.2014, 1 ♀, F. Acevedo leg. Granada: Dúdar, La Umbría, 16.VII.2016, 1 ♂ y 3 ♀, F. Ruano leg.; Lobres, 23.VII.2016, 1 ♂ y 1 ♀, V. J. Monserrat leg.; Torrenueva, Playa de la Joya, 4.VIII.2016, 1 ♂, V. J. Monserrat leg. Málaga: Alpujata, 14.VIII.2016, 1 ♀ a la luz, O. Gavira leg.

Se observó un ejemplar de esta especie transportado por un asílido (Diptera: Asylidae) en Cádiz, Barbate, el 20.VI.2012 (publicado en Monserrat y Acevedo, 2013).

Género *Distoleon* Banks, 1910.

El género *Distoleon* uno de los géneros más diversos de la tribu, comprende al menos 120 especies distribuidas a lo largo del Viejo Mundo, generalmente en zonas tropicales templadas (Aspöck *et al.* 1980, 2001a; Stange 2004; Acevedo *et al.*, 2013

***Distoleon annulatus* (Klug, 1834) (Fig. 2.14).**

Distoleon annulatus (Klug, 1834): Aspöck *et al.*, 1980: 10, 12; Monserrat, 1984b: 111, 1985a: 481, 1987a: 135; Díaz-Aranda y Monserrat, 1988c: 216; Aspöck *et al.*, 2001a: 286; Stange, 2004: 149; Monserrat y Acevedo, 2011: 129; Barreda, 2013b: 78; Monserrat y Triviño, 2013: 19, 97; Monserrat y Acevedo, 2013: 302; Barreda *et al.*, 2015: 20.

Formicaleo annulatus (Klug, 1834): Hagen, 1866a: 290, 1866b: 404; Brauer, 1876: 289; MacLachlan, 1889: 347; Navás, 1904b: 19, 1906: 140, 1907b: 98; Andreu, 1909: 160; Navás, 1912a: 34, 1913d: 37, 1914a: 764, 1914f: 633, 1915: 68, 1916e: 82; Coma, 1918: 152; Esben-Petersen, 1918: 111; Cervera, 1922: 148; Navás, 1922d: 148, 1924a: 76, 1925b: 39, 1927b: 113, 1927c: 95, 1927d: 122, 1928a: 95, 1929b: 32; Vidal y López, 1943: 17; Monserrat, 1979a: 19, 1980a: 171.

Myrmeleon annulatus Klug, 1834: Rambur, 1842: 389; Walker, 1853: 334; Rosenhauer, 1856: 367; Pictet, 1865: 76, 110; McLachlan, 1873: 134; Bosca Seytre, 1916: 48.

Fenología: entre los meses de mayo y octubre.

Altitud: entre los 10 y los 1900 metros.

Medidas: longitudes alares del macho (máx.-mín.). Ala anterior: 29.9-26.0 mm, ala posterior 28.0-24.1 mm. Longitudes alares de la hembra (máx.-mín.). Ala anterior: 33.5-26.6 mm, ala posterior 29.6-25.2 mm.

Distribución: especie holomediterránea (Stange, 2004; Monserrat y Acevedo, 2013). Distribución en la Península Ibérica e Islas Baleares según mapa 2.8.

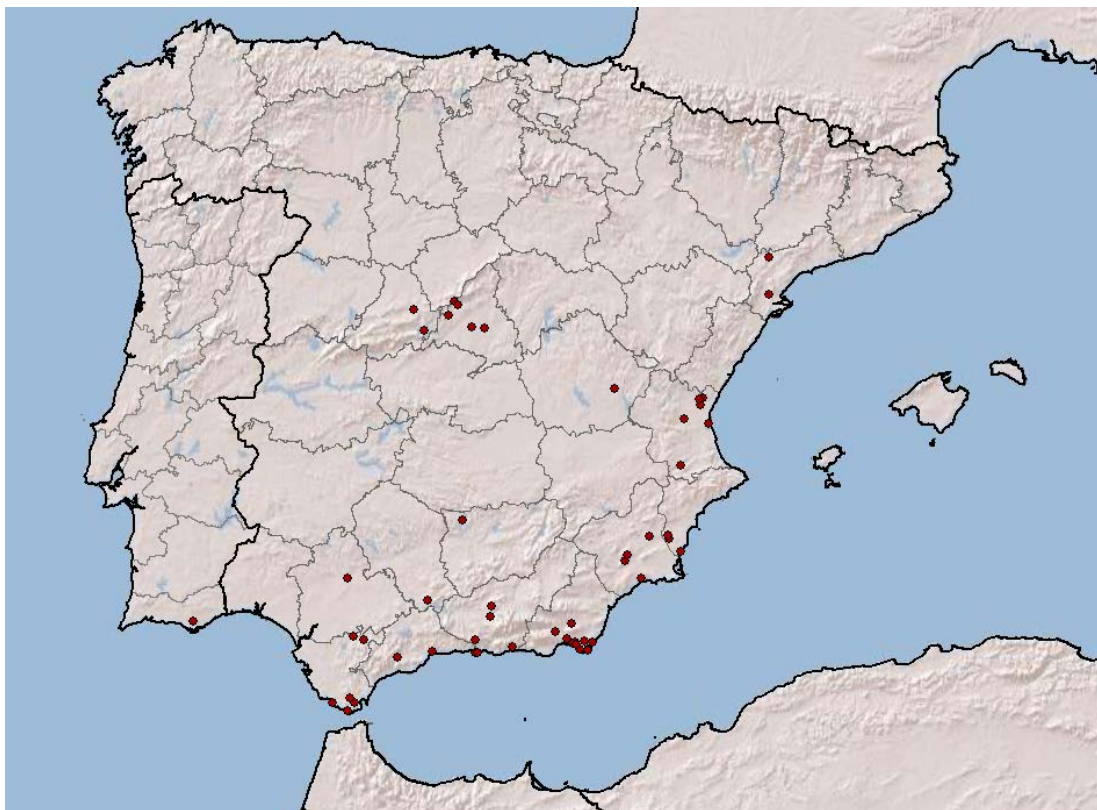
***Distoleon tetragrammicus* (Fabricius, 1798) (Fig. 2.15).**

Distoleon tetragrammicus (Fabricius, 1798): Steffan, 1975: 399; Monserrat, 1981: 153, 1984d: 46, 1985a: 480; Díaz-Aranda *et al.*, 1986b: 1135; Díaz-Aranda y Monserrat, 1988b: 219; Gepp y Hölzel, 1989: 13; Marín y Monserrat, 1989: 290, 1990: 233; Monserrat *et al.*, 1994: 44; Monserrat, 1996: 12; Aspöck *et al.*, 2001a: 285; Stange, 2004: 163; Monserrat y Acevedo, 2011: 128; Krivokhatsky, 2011: 134; Barreda, 2013b: 78; Monserrat y Triviño, 2013: 19, 98;; Monserrat y Acevedo, 2013: 302; Monserrat *et al.*, 2013: 5; Barreda *et al.*, 2015: 20.

Formicaleo tetragrammicus (Fabricius, 1798): Hagen, 1866a: 290; Navás, 1904c: 200, 1904d: 143, 1913d: 36, 1913f: 11, 1914a: 764, 1914f: 633, 1914g: 212, 1914h: 32, 1916b: 172, 1916e: 82; Esben-Petersen, 1918: 110; Navás, 1919a: 193, 1921a: 150, 1924a: 75, 1924c: 123, 1925b: 38, 1927b: 113, 1927d: 122; Stitz, 1927: 8; Navás, 1929b: 32, 1931a: 117; Vidal y López, 1943: 17; Auber, 1955a: 51, 1958: 28; Mándru, 1961: 331; Steinmann, 1963: 221;



Figura 2.14. Aspecto del imago de *Distoleon annulatus* (Klug, 1834).



Mapa 2.8. Distribución de *Distoleon annulatus* en la Península Ibérica e Islas Baleares.

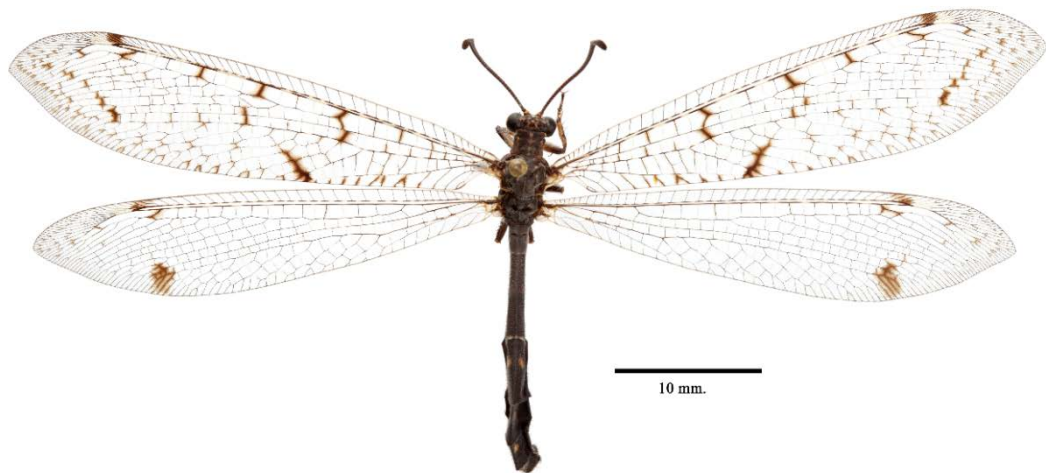
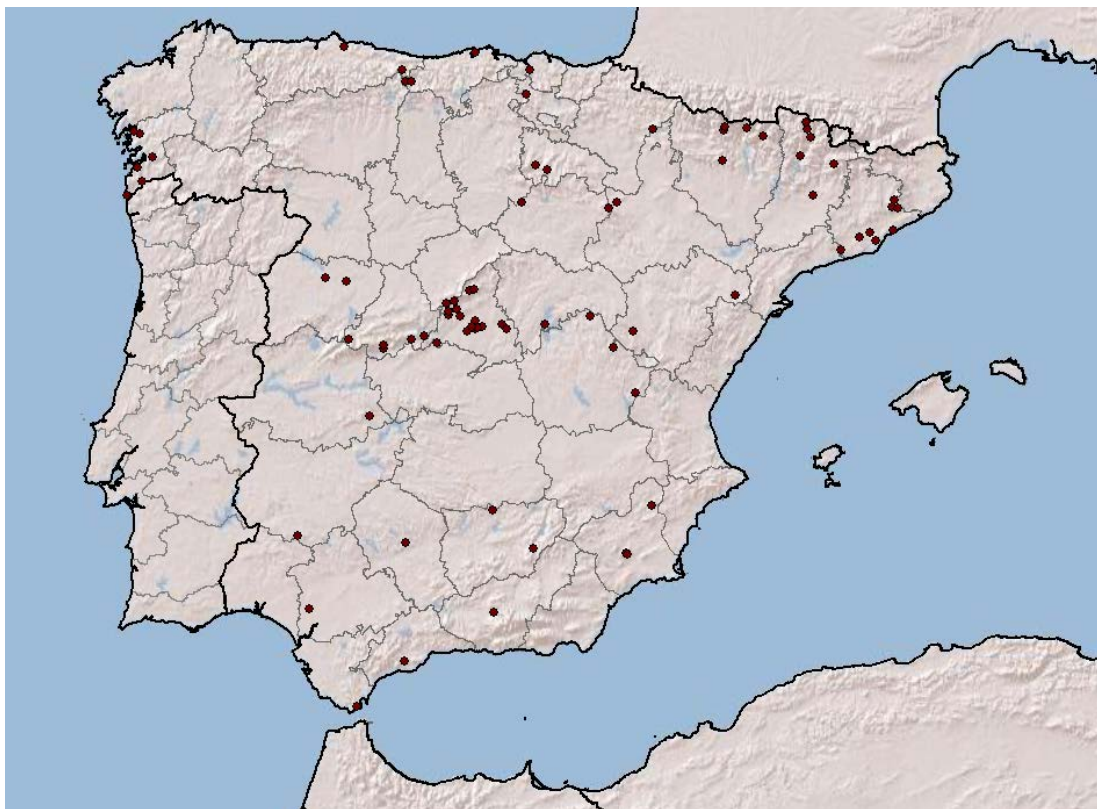


Figura 2.15. Aspecto del imago de *Distoleon tetragrammicus* (Fabricius, 1798).



Mapa 2.9. Distribución de *Distoleon tetragrammicus* en la Península Ibérica e Islas Baleares.

Capra, 1976: 549; Monserrat, 1980a: 171.

Formicaleon tetragrammicus (Fabricius, 1798): Navás, 1921b: 63; Monserrat, 1977: 14, 48.

Formicaleo tetragrammicus (Pallas, 1798) (sic): Eglin, 1940: 300; Navás, 1904b: 19, 1905c: 28, 1907b: 98, 1909a: 376, 1909c: 176, 1913a: 81, 1932a: 288.

Fenología: entre los meses de mayo y septiembre.

Altitud: entre los 10 y los 2250 metros.

Medidas: longitudes alares del macho (máx.-mín.). Ala anterior: 38.0-31.6 mm, ala posterior 36.7-30.4 mm. Longitudes alares de la hembra (máx.-mín.). Ala anterior: 38.9 mm, ala posterior 36.0-33.2 mm.

Distribución: especie holomediterránea expansiva hacia el Cáucaso, Armenia, Georgia, Siria, Irak e Irán (Stange, 2004; Monserrat y Acevedo, 2013). Distribución en la Península Ibérica e Islas Baleares según mapa 2.9.

Nuevo material estudiado: España. Málaga: Alpujata, 27.VII.2016, 1 ♀ a la luz, O. Gavira leg.

Género *Neuroleon* Navás, 1909

Se trata de uno de los género de los que más especies posee dentro de la tribu, con nada menos que 123 especies descritas, principalmente distribuidas en las regiones Afrotropical y Paleártica oeste, siendo especies muy comunes en África, Europa, y Oriente Medio hasta India (Aspöck *et al.*, 2001a; Stange, 2004; Michel y Akoudjin, 2012).

Neuroleon arenarius (Navás, 1904) (Figs. 2.6-A, 2.6-B, 2.16).

Neuroleon arenarius (Navás, 1904): Navás, 1909b: 148, 1912a: 31, 1913b: 67, 76, 1913d: 26, 1914a: 759, 1914b: 175, 1914g: 212, 1915: 76, 78, 1916e: 13, 1917: 86; Esben-Petersen, 1918: 111; Coma, 1918: 152; Navás, 1919a: 193, 1922a: 5, 7, 1922d: 148; Cervera, 1922: 148; Navás, 1923: 167, 1924a: 67, 1925b: 35; Morton, 1925: 407; Navás, 1927c: 95; Vidal y López, 1943: 16; Auber, 1955a: 52, 1956a: 96, 1958: 31; Constantin, 1961: 56; Compte, 1967: 131; Steffan, 1971: 824; Monserrat, 1978a: 60; Aspöck *et al.*, 1980: 10; Monserrat, 1980a: 171, 1982: 73, 1984a: 169, 1984b: 96, 1984d: 33, 1985a: 480, 1985c: 84, 1986: 97; Díaz-Aranda *et al.*, 1986b: 1135; Monserrat y Díaz-Aranda, 1987: 176; Monserrat, 1987a: 135; Díaz-Aranda y Monserrat, 1988a: 115, 1988b: 219, 1988c: 216; Monserrat y Díaz-Aranda, 1988: 89, 1989: 49; Marín, 1994: 260; Marín y Monserrat, 1995b: 113; Monserrat, 1996: 12; Monserrat *et al.*, 1999: 39, 42; Aspöck *et al.*, 2001a: 277; Whittington, 2002: 384; Stange, 2004: 198; Monserrat, 2005: 81; Monserrat y Acevedo, 2011: 128; Monserrat y Triviño, 2013: 19, 104; Monserrat *et al.*, 2013: 5; Monserrat y Acevedo, 2013: 305.

Myrmeleon arenarius Navás, 1904: Navás, 1904b: 22, 24, 1904d: 140; Ventalló, 1904: 115; Navás, 1905b: 111, 1905c: 30, 1907b: 95, 97; Andreu, 1909: 160; Navás 1914f: 625.

Fenología: entre los meses de mayo y octubre.

Altitud: entre los 10 y los 2250 metros.

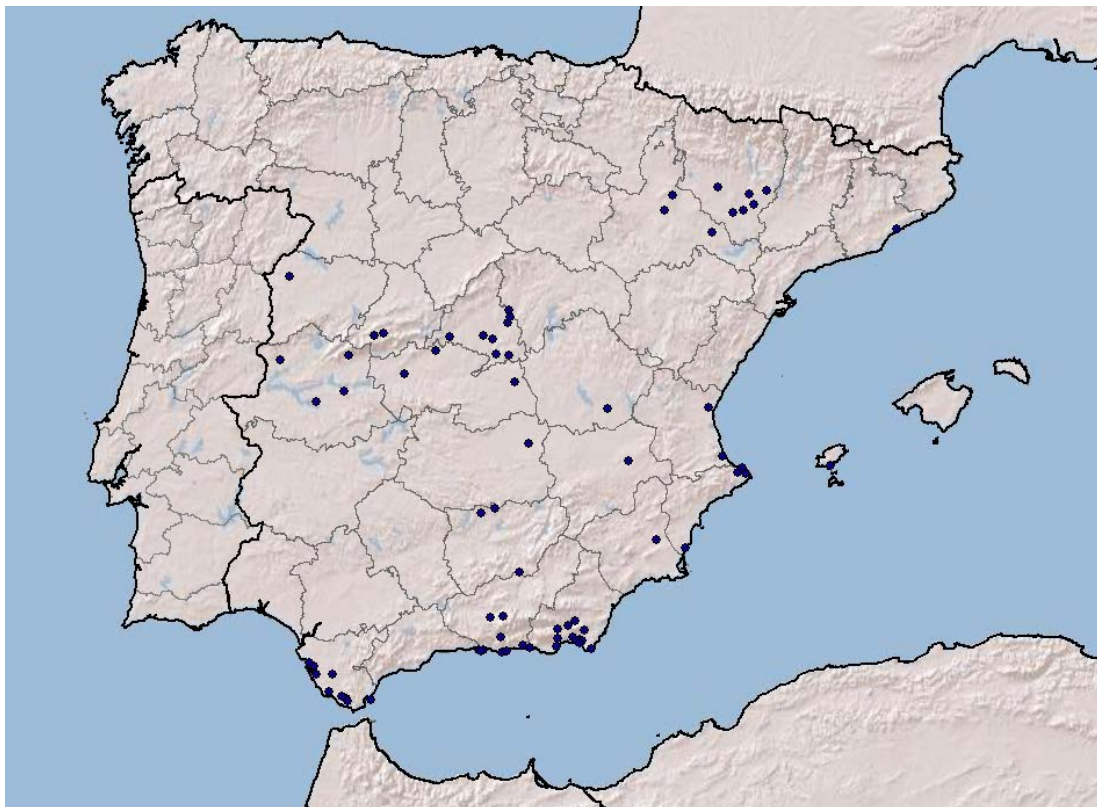
Medidas: longitudes alares del macho (máx.-mín.). Ala anterior: 22.0-20.0 mm, ala posterior 21.4-19.4 mm. Longitudes alares de la hembra (máx.-mín.). Ala anterior: 22.4-21.6 mm, ala posterior 21.7-20.4 mm.

Distribución: citada del sur de Europa, norte de África e Israel (Stange, 2004; Monserrat y Acevedo, 2013). Distribución en la Península Ibérica e Islas Baleares según mapa 2.10.

Nuevo material estudiado: España. Almería: Retamar, Rambla de Retamar, 11.VII.2014, 3 ♂ y 2 ♀ a la luz, F. Acevedo y M. A. Dionisio legs.; Sierra de Adra, 10.VII.2014, 1 ♂ y 2 ♀, F. Acevedo y M. A. Dionisio legs.



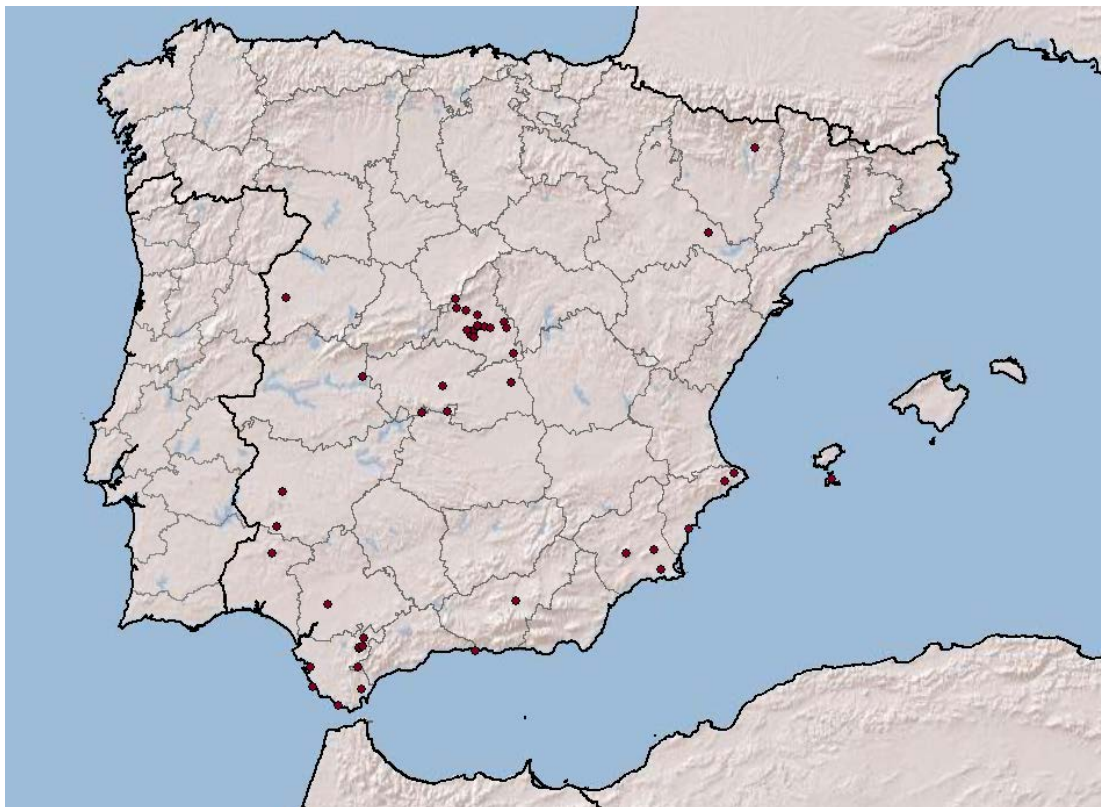
Figura 2.16. Aspecto del imago de *Neuroleon arenarius* (Navás, 1904).



Mapa 2.10. Distribución de *Neuroleon arenarius* en la Península Ibérica e Islas Baleares.



Figura 2.17. Aspecto del imago de *Neuroleon egenus* (Navás, 1915).



Mapa 2.11. Distribución de *Neuroleon egenus* en la Península Ibérica e Islas Baleares.

***Neuroleon egenus* (Navás, 1915) (Figs. 2.6-C, 2.6-D, 2.17).**

Neuroleon egenus (Navás, 1915): Steffan, 1971: 835; Monserrat, 1977: 16, 53, 56, 1978a: 61, 1982: 73, 1984b: 96, 1984d: 33, 1985a: 480, 1985c: 84; Séméria y Berland, 1988: 96; Marín y Monserrat, 1995b: 113; Monserrat, 1996: 12; Monserrat *et al.*, 1999: 39, 42; Aspöck *et al.*, 2001a: 278; Whittington, 2002: 384; González López, 2002: 203; Stange, 2004: 202; Monserrat, 2005: 81, 2011: 162; Monserrat y Acevedo, 2011: 128; Barreda, 2013a: 79; Monserrat y Triviño, 2013: 19, 105; Monserrat y Acevedo, 2013: 305.

Myrmeleon stictichus (sic) Navás, 1903: Navás, 1903: 107.

Myrmeleon sticticus Navás, 1903: Navás, 1903: 107, 1904b: 23, 25, 1905c: 29, 1907b: 96, 97; Andreu, 1909: 160; Monserrat, 1977: 16, 56.

Nelees sticticus (Navás, 1903): Navás, 1912a: 32, 1913d: 32, 1914a: 762, 1914d: 187, 1914f: 630, 1916e: 17; Esben-Petersen, 1918: 114; Navás, 1924a: 73, 1925b: 38; Vidal y López, 1943: 17; Monserrat, 1977: 56.

Neuroleon sticticus (Navás, 1903): Navás, 1909b: 148, 1922e: 253; Constantin, 1961: 56.

Fenología: entre los meses de junio y septiembre.

Altitud: entre los 10 y los 1300 metros

Medidas: longitudes alares del macho (máx.-mín.). Ala anterior: 21.8-20.0 mm, ala posterior 20.0-19.0 mm. Longitudes alares de la hembra (máx.-mín.). Ala anterior: 23.4-19.5 mm, ala posterior 21.2-17.6 mm.

Distribución: *N. egenus* está ampliamente distribuida a lo largo de la Cuenca Mediterránea (Stange, 2004; Monserrat y Acevedo, 2013). Distribución en la Península Ibérica e Islas Baleares según mapa 2.11.

Nuevo material estudiado: España. Ciudad Real: P. N. Cabañeros, 25.VII.2014, 1 ♂, F. Acevedo leg.; 25.VIII.2014, 2 ♂ ex larva, F. Acevedo leg. Granada, La Herradura, Punta de La Mona, 30.VII.2016, 1 ♂ a la luz, V. J. Monserrat leg.

Se observó un ejemplar transportado por un asílido (Diptera: Asylidae) en Cádiz, Barbate, el 20.VI.2012 (publicado en Monserrat y Acevedo, 2013).

En Monserrat y Acevedo (2011) se publicó que fue recolectada una hembra en Madrid, Ciudad Universitaria, cazada y transportada por una avispa de la especie *Vespa germanica* Fabricius, 1793 (Diptera: Vespidae), el 20.VIII.2007.

***Neuroleon nemausiensis* (Borkhausen, 1791) (Figs. 2.6-E, 2.6-F, 2.18).**

Neuroleon nemausiensis (Borkhausen, 1791): Morton, 1925: 407; Auber, 1955a: 53, 1956a: 95, 1958: 29; Constantin, 1961: 56; Mándru, 1961: 332; Steinmann, 1963: 223; Compte, 1967: 130; Monserrat, 1977: 16, 53, 55; Insom *et al.*, 1979: 47; Monserrat, 1979a: 19, 1980a: 171, 1982: 73, 1984a: 169, 1984b: 111, 1984c: 156, 1984d: 33, 1985a: 479, 1985c: 84, 1986: 97; Aspöck *et al.*, 1980: 10; Díaz-Aranda y Monserrat, 1988b: 219, 1988c: 216; Monserrat y Díaz-Aranda, 1989: 49; Marín, 1994: 260; Monserrat *et al.*, 1994: 44; Monserrat, 1996: 12; Aspöck *et al.*, 2001a: 278; Stange, 2004: 207; Monserrat, 2005: 81, 2011: 162; Krivokhatsky, 2011: 146; Monserrat y Triviño, 2013: 19, 105; Monserrat y Acevedo, 2013: 304.

Myrmeleon laufferi Navás, 1909: Navás, 1909a: 374.

Myrmeleon nemausiensis Borkhausen, 1791: McLachlan, 1889: 345; Bolívar, 1890: 31; Navás, 1902b: 102; McLachlan, 1902b: 130; Ventalló, 1904: 115; Navás, 1904b: 23, 25, 1904c: 191, 200, 1904d: 143, 1904e: 128, 1905c: 29, 1905e: 14, 18, 1907b: 96, 97, 1909a: 374, 1909b: 148; Andreu, 1909: 160; Navás, 1910: 41, 49, 74, 1913a: 81; Monserrat, 1977: 56.

Myrmeleon nemausiensis liturata Navás, 1913: Navás, 1913a: 81; Monserrat, 1977: 56, 2011: 161.

Nelees nemausiensis (Borkhausen, 1791): Navás, 1912a: 32, 1913c: 99, 1913d: 30, 1914a: 726, 1914b: 175, 1914d: 187, 1914f: 630, 1914g: 212, 1914h: 32, 1915: 55, 1916b: 172, 1916e: 17; Esben-Petersen, 1918: 112; Navás, 1918: 40, 1919a: 193, 1921b: 63; Cervera,

1922: 148; Navás, 1922d: 148, 1923: 167, 1924a: 71, 1924c: 123, 1925b: 37, 1927c: 95, 1930b: 160, 1931a: 117; Vidal y López, 1943: 17; Compte, 1968: 143; Monserrat, 1981: 153.
Nelees nemausiensis fortunyi Navás, 1919: Navás, 1919a: 193, 1924a: 72, 1925b: 37, 1931b: 237.

Nelees nemausiensis liturata Navás, 1913: Navás, 1913a: 81, 1913d: 31, 1914a: 762, 1914f: 630, 1916e: 18, 1924a: 72, 1925b: 37.

Neleoma nemausiense (Borkhausen, 1791): Capra, 1976: 551.

Neuroleon laufferi (Navás, 1909): Navás, 1912a: 31, 1913d: 28, 1914a: 760, 1914f: 628, 1916e: 12, 14; Esben-Petersen, 1918: 112; Navás, 1924a: 69, 1925b: 35; Constantin, 1961: 56; Steffan, 1971: 836; Monserrat, 1977: 16, 52, 54; Aspöck et al., 1980: 410, 2001a: 323; Stange, 2004: 204; Monserrat, 2011: 161.

Neuroleon nemausiensis fortunyi Navás, 1919: Compte, 1967: 130.

Neuroleon nemausiensis liturata Navás, 1913: Compte, 1967: 130.

Fenología: entre los meses de junio y septiembre.

Altitud: entre los 20 y los 2250 metros

Medidas: longitudes alares del macho (máx.-mín.). Ala anterior: 24.5-19.3 mm, ala posterior 23.5-18.0 mm. Longitudes alares de la hembra (máx.-mín.). Ala anterior: 25.2-22.5 mm, ala posterior 23.8-21.0 mm.

Distribución: especie ampliamente distribuida en el Paleártico oeste en áreas con influencia de clima mediterráneo (Stange, 2004; Monserrat y Acevedo, 2013). Distribución en la Península Ibérica e Islas Baleares según mapa 2.12.

Neuroleon ocreatus (Navás, 1904) (Figs. 2.6-G, 2.6-H, 2.19).

Neuroleon ocreatus (Navás, 1904): Navás, 1909b: 148, 1913b: 67, 1913d: 27, 1914a: 760, 1914b: 175, 1914d: 187, 1914f: 628, 1915: 73, 1916e: 14; Esben-Petersen, 1918: 112; Navás, 1918: 40, 1919a: 193; Cervera, 1922: 148; Navás, 1922a: 5, 7, 1922d: 148, 1923: 167, 1924a: 68, 1925b: 35; Vidal y López, 1943: 17; Auber, 1955a: 52, 1956a: 95, 1958: 30; Berland, 1962: 53; Compte, 1967: 131; Steffan, 1971: 816; Aspöck et al., 1980: 10; Monserrat, 1982: 73, 1984a: 169, 1984d: 46, 1985a: 480, 1986: 97; Monserrat y Díaz-Aranda, 1988: 89; Séméria y Berland, 1988: 95; Díaz-Aranda y Monserrat, 1988a: 115; Monserrat y Díaz-Aranda, 1989: 49; Marín y Monserrat, 1995b: 113; Monserrat, 1996: 12; Aspöck et al., 2001a: 278; Whittington, 2002: 384; Stange, 2004: 208; Monserrat, 2005: 81; Monserrat y Acevedo, 2011: 128; Monserrat y Triviño, 2013: 19, 106; Monserrat y Acevedo, 2013: 304.

Myrmeleon ochreatus (sic) Navás, 1904: Navás, 1904b: 23, 25, 1904d: fig. 2.

Myrmeleon ocreatus Navás, 1904: Navás, 1905b: 112, 1905c: 29, 1907b: 95, 97.

Fenología: entre los meses de junio y agosto.

Altitud: entre los 10 y los 1020 metros

Medidas: longitudes alares del macho (máx.-mín.). Ala anterior: 25.5-21.6 mm, ala posterior 24.1-20.2 mm. Longitudes alares de la hembra (máx.-mín.). Ala anterior: 25.6-20.4 mm, ala posterior 24.8-19.6 mm.

Distribución: elemento faunístico mediterráneo del oeste, conocido de la Península Ibérica, Francia e Italia (Stange, 2004; Monserrat y Acevedo, 2013). Distribución en la Península Ibérica e Islas Baleares según mapa 2.13.

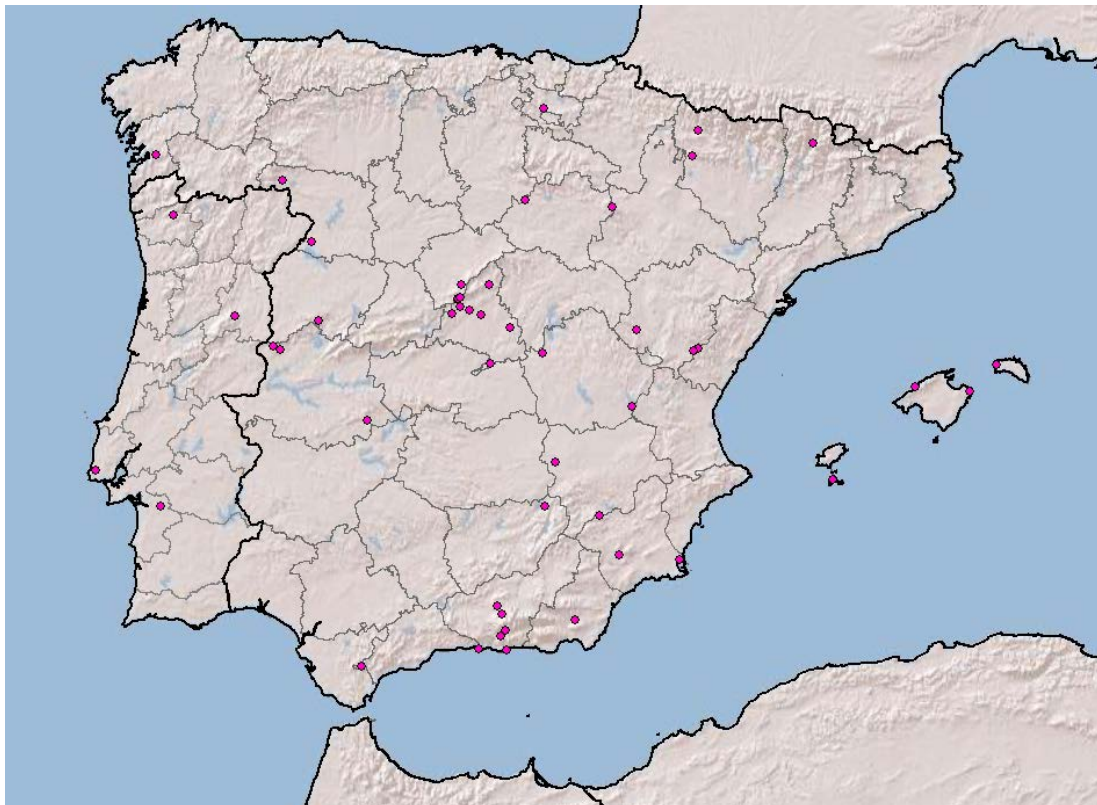
Nuevo material estudiado: Alicante, El Pinet, 28.VIII.2013., 1 ♂ ex larva, F. Acevedo leg. 2.IX.2014, 1 ♂ ex larva, F. Acevedo leg.; Ciudad Real, P. N. Cabañeros, 7.VIII.2014, 1 ♀ ex larva, F. Acevedo leg.

Neuroleon distichus (Navás, 1903) (Figs 2.6-I, 2.6-J, 2.20).

Neuroleon distichus (Navás, 1903): Navás, 1909b: 148; Constantin, 1961: 56; Monserrat, 1977: 15, 52, 54, 1985a: 479, 1996: 12; Aspöck et al., 2001a: 279; Stange, 2004: 200; Monserrat, 2011: 162; Monserrat y Acevedo, 2011: 128; Monserrat y Triviño, 2013: 19, 104; Monserrat y Acevedo, 2013: 304.



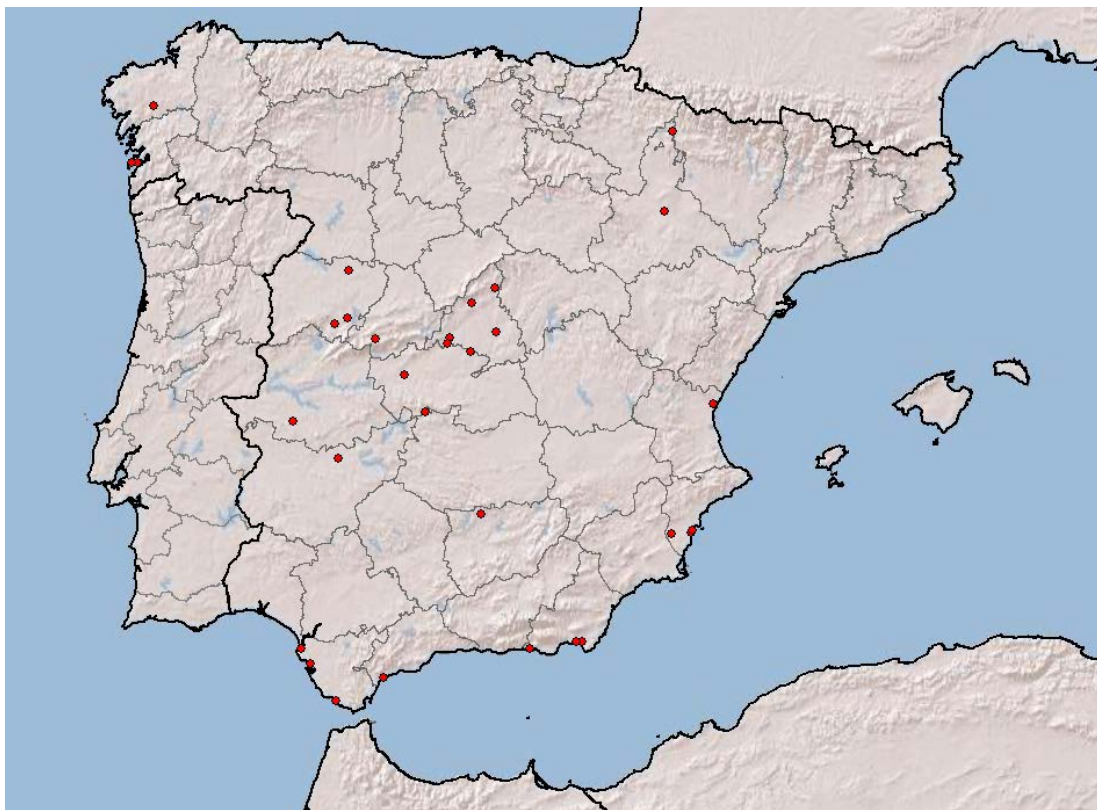
Figura 2.18. Aspecto del imago de *Neuroleon nemausiensis* (Borkhausen, 1791).



Mapa 2.12. Distribución de *Neuroleon nemausiensis* en la Península Ibérica e Islas Baleares.



Figura 2.19. Aspecto del imago de *Neuroleon ocreatus* (Navás, 1904).



Mapa 2.13. Distribución de *Neuroleon ocreatus* en la Península Ibérica e Islas Baleares.



Figura 2.20. Aspecto del imago de *Neuroleon distichus* (Navás, 1903).



Mapa 2.14. Distribución de *Neuroleon distichus* en la Península Ibérica e Islas Baleares

Myrmeleon distichus Navás, 1903: Navás, 1903: 106, 1904b: 24, 25, 1904d: 140, 143, 1907b: 96, 97.

Nelees distichus (Navás, 1903): Navás, 1912a: 32, 1913d: 33, 1914a: 762, 1914f: 630, 1914g: 212, 1916e: 18, 1924a: 72, 1925b: 37; Esben-Petersen, 1918: 114.

Fenología: entre los meses de julio y septiembre.

Altitud: entre los 270 y los 2250 metros

Medidas: longitudes alares (máx.-mín.). Ala anterior: 25.5-23.7 mm, ala posterior 24.3-22.0 mm.

Distribución: especie citada de España, Francia y Marruecos (Stange, 2004; Monserrat y Acevedo, 2013). Distribución en la Península Ibérica e Islas Baleares según mapa 2.14.

Género *Megistopus* Rambur, 1842

Distribuido por el norte de África incluyendo la península del Sinaí, y alcanzando el sur de Europa, este género exclusivamente Paleártico occidental contiene únicamente 3 especies (Aspöck *et al.* 2001a; Stange, 2004).

Megistopus flavicornis (Rossi, 1790) (Figs. 2.5-B, 2.21).

Megistopus flavicornis (Rossi, 1790): Navás, 1904a: 10, 1905c: 28, 1907b: 94; Andreu, 1909: 160; Navás, 1909a: 376, 1909c: 176, 1913d: 24, 1914a: 757, 1914d: 188, 1914f: 622; Esben-Petersen 1918a: 115; Navás, 1919a: 193, 1924a: 61, 1925a: 91, 1925b: 32, 1927b: 113, 1927d: 122, 1928a: 95, 1929a: 39, 1932a: 288, 1932b: 13; Zacwilichowski, 1938: 437; Vidal y López, 1943: 16; Auber, 1955a: 53, 1958: 32; Mândru, 1961: 332; Berland, 1962: 54; Steinmann, 1963: 224; Eglín, 1967: 53; Steffan, 1975: 394; Monserrat, 1977: 47, 1978b: 172, 1979a: 19; Insom *et al.*, 1979: 44; Monserrat, 1984a: 170, 1984b: 111, 1984d: 46, 1985a: 483; Monserrat y Díaz-Aranda, 1987: 177; Monserrat, 1987a: 135; Séméria y Berland, 1988: 91; Monserrat, 1996: 12; Aspöck *et al.*, 2001a: 296; Stange, 2004: 189; Monserrat, 2005: 82; Monserrat y Acevedo, 2011: 130; Krivokhatsky, 2011: 116; Barreda, 2013b: 79; Monserrat y Triviño, 2013: 19, 100; Monserrat y Acevedo, 2013: 308; Barreda *et al.*, 2015: 20.

Fenología: entre los meses de mayo y agosto.

Altitud: entre los 10 y los 1250 metros

Medidas: longitudes alares del macho (máx.-mín.). Ala anterior: 24.4-21.9 mm, ala posterior 22.2-20.0 mm. Longitudes alares de la hembra (máx.-mín.). Ala anterior: 26.0-20.8 mm, ala posterior 24.0-19.6 mm.

Distribución: ampliamente distribuida en la cuenca mediterránea, alcanzando Austria y Hungría por el norte e Irán por el este (Stange, 2004; Monserrat y Acevedo, 2013). Distribución en la Península Ibérica e Islas Baleares según mapa 2.15.

Género *Gymnocnemia* Schneider, 1845.

Género mediterráneo con solo 2 especies, restringidas a la región Paleártica oeste (Aspöck *et al.* 2001a; Stange 2004; Michel 2013).

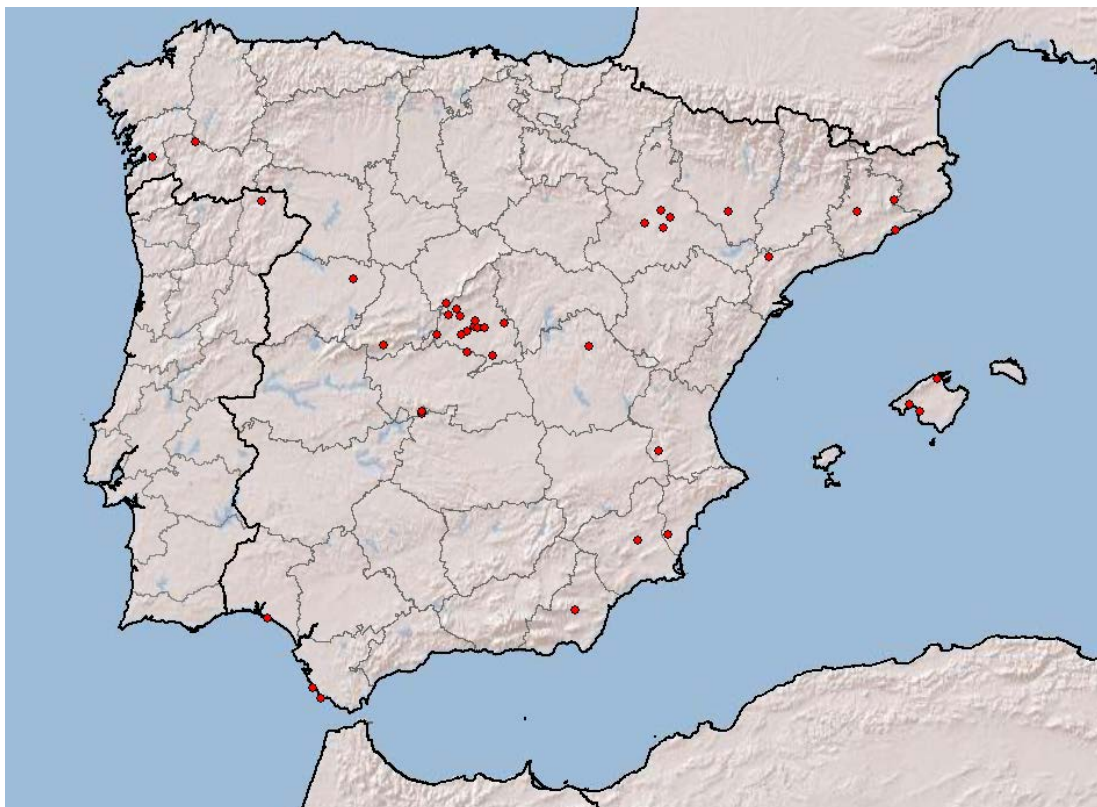
Gymnocnemia variegata (Schneider, 1845) (Figs. 2.5-A, 2.22).

Gymnocnemia variegata (Schneider, 1845): Navás, 1904a: 9, 1907b: 93, 1909a: 376, 1913d: 23, 1914d: 188, 1914f: 619; Esben-Petersen, 1918: 115; Navás, 1918: 40, 1919a: 194, 1924a: 59, 1925b: 31; Vidal y López, 1943: 16; Auber, 1955a: 53; Berland, 1962: 54; Steffan, 1975: 395; Monserrat, 1977: 14, 46, 1985a: 483, 1985c: 84, 1996: 12; Aspöck *et al.*, 2001a: 296; Stange, 2004: 180; Monserrat, 2005: 82; Monserrat y Acevedo, 2011: 130; Monserrat y Triviño, 2013: 19, 99; Michel, 2013: 93 (rf, morf); Monserrat y Acevedo, 2013: 310.

Myrmeleon variegatus Klug (sic): Navás, 1902b: 103.



Figura 2.21. Aspecto del imago de *Megistopus flavicornis* (Rossi, 1790).



Mapa 2.15. Distribución de *Megistopus flavicornis* en la Península Ibérica e Islas Baleares.



Figura 2.22. Aspecto del imago de *Gymnocnemia variegata* (Schneider, 1845).



Mapa 2.16. Distribución de *Gymnocnemia variegata* en la Península Ibérica e Islas Baleares.

Fenología: entre los meses de julio y septiembre.

Altitud: entre los 25 y los 2000 metros

Medidas: longitudes alares del macho (máx.-mín.). Ala anterior: 22.5-19.5 mm, ala posterior 21.6-19.0 mm. Longitudes alares de la hembra (máx.-mín.). Ala anterior: 23.4-21.1 mm, ala posterior 24.8-19.6 mm.

Distribución: ampliamente distribuida, pero relativamente poco común, desde España hasta Israel y Suiza y extendiendo su área de distribución hasta Ucrania, suroeste de Rusia y Turkmenistán (Stange, 2004; Monserrat y Acevedo, 2013). Distribución en la Península Ibérica e Islas Baleares según mapa 2.16.

Tribu Myrmecaelurini Esben-Petersen, 1919

Género *Myrmecaelurus* Costa, 1855.

Aproximadamente 74 especies descritas distribuidas mayoritariamente en los desiertos paleárticos desde el norte de África hasta Mongolia, alcanzando dos especies Europa (Aspöck *et al.*, 2001a; Stange, 2004).

Myrmecaelurus trigrammus (Pallas, 1771) (Figs. 2.3-C, 2.23).

Myrmecaelurus trigrammus (Pallas, 1771): Hagen, 1866a: 290; Brauer, 1876: 289; Bolívar, 1878a: 63; McLachlan, 1889: 345; Bolívar, 1890: 31; Novak, 1891: 52; McLachlan, 1902b: 130; Navás, 1904b: 21, 1905a: 506, 1905c: 29, 1907b: 99; Andreu, 1909: 160; Cáceres, 1909: 291; Navás, 1909a: 375, 1912e: 176, 1913b: 76, 1913d: 20; Lacroix, 1913: 100; Navás, 1915: 47, 1925b: 30, 1932a: 288, 1932b: 13; Vidal y López, 1943: 15; Principi, 1952: 17; Mándru, 1961: 334; Steinmann, 1963: 213; Steffan, 1975: 386; Monserrat, 1977: 15, 42, 1978a: 59, 1979a: 19, 1981: 152, 1984b: 110, 1985a: 477, 1985c: 84, 1986: 97; Díaz-Aranda, Monserrat y Marín, 1986a: 1125, 1986b: 1134; Monserrat, 1987a: 134; Monserrat y Díaz-Aranda, 1987: 176; Díaz-Aranda y Monserrat, 1988a: 114, 1988c: 215; Marín y Monserrat, 1991: 180; Marín, 1994: 260; Marín y Monserrat, 1995a: 39, 1995b: 112; Monserrat, 1996: 12; Aspöck *et al.*, 2001a: 237; Whittington, 2002: 383; Stange, 2004: 275; Monserrat, 2005: 80; Monserrat y Acevedo, 2011: 125; Krivokhatsky, 2011: 258; Monserrat y Triviño, 2013: 19, 100; Monserrat y Acevedo, 2013: 293; Monserrat *et al.*, 2013: 5; Barreda *et al.*, 2015: 19.

Myrmeleon trigrammus Pallas, 1771: Pictet, 1865: 78, 110; Monserrat, 1977: 43.

Myrmeleon flavus Rambur, 1842: Rambur, 1842: 398;

Schneider, 1845: 341; Rosenhauer, 1856: 367.

Myrmecaelurus trigrammus flava Rambur, 1842: Navás, 1919d: 49, 1924a: 59, 1925b: 30, 1927b: 113, 1927c: 95, 1927d: 122; Vidal y López, 1943: 15; Compte, 1967: 133, 140.

Myrmecaelurus flavus (Rambur, 1842): Costa, 1855: 11.

Myrmecaelurus trigrammus flavus Rambur, 1842: Capra, 1934: 97; Principi, 1952: 17; Monserrat, 1982: 71.

Fenología: entre los meses de mayo y septiembre.

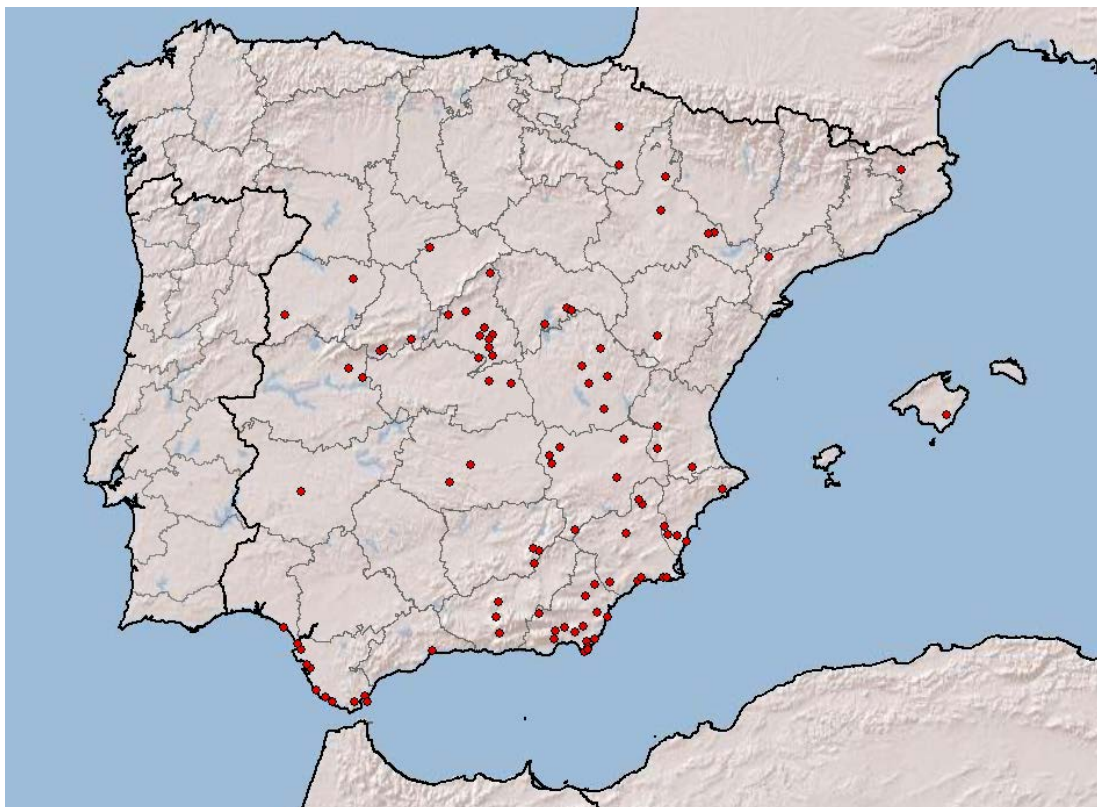
Altitud: entre los 10 y los 1800 metros

Medidas: longitudes alares del macho (máx.-mín.). Ala anterior: 35.0-25.0 mm, ala posterior 33.1-23.8 mm. Longitudes alares de la hembra (máx.-mín.). Ala anterior: 34.0-25.9 mm, ala posterior 31.9-24.9 mm.

Distribución: especie holomediterránea expansiva extendida al Cáucaso, Irán, Kirguistán, Tayikistán y Kazajistán (Stange, 2004; Monserrat y Acevedo, 2013). Distribución en la Península Ibérica e Islas Baleares según mapa 2.17.



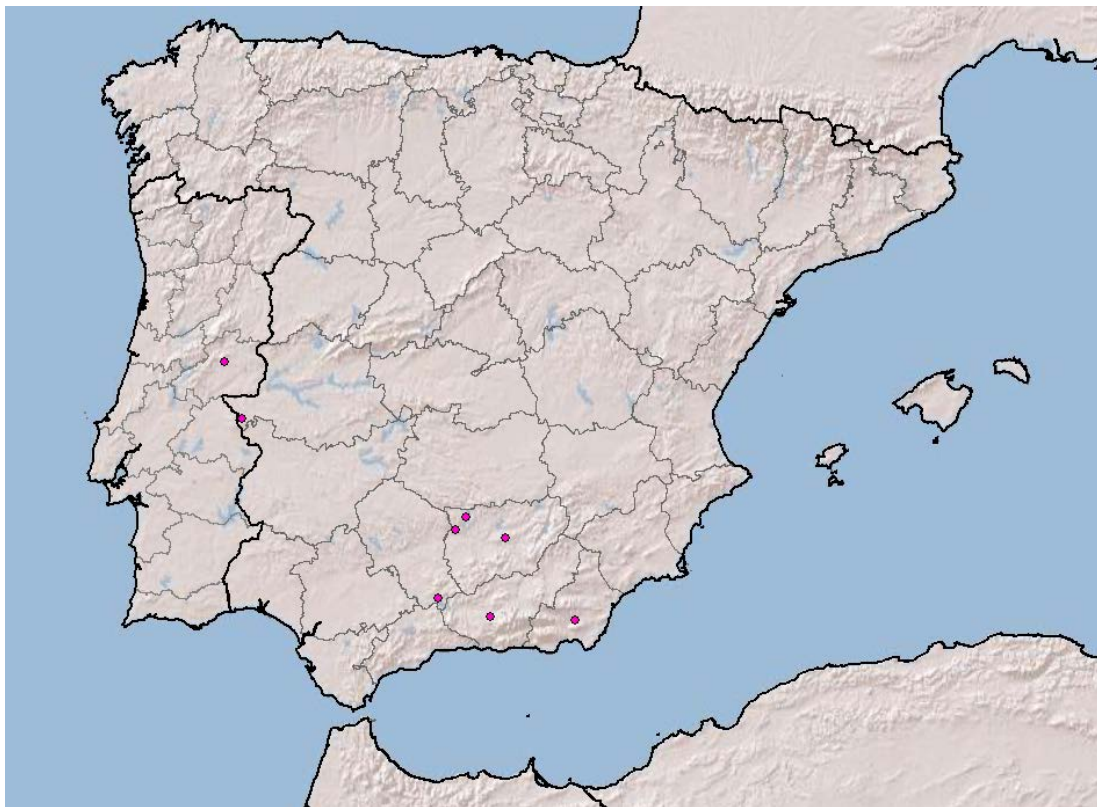
Figura 2.23. Aspecto del imago de *Myrmecaelurus trigrammus* (Pallas, 1771).



Mapa 2.17. Distribución de *Myrmecaelurus trigrammus* en la Península Ibérica e Islas Baleares.



Figura 2.24. Aspecto del imago de *Solter liber* Navás, 1912.



Mapa 2.18. Distribución de *Solter liber* en la Península Ibérica e Islas Baleares.

Tribu Gepini Markl, 1954

Género *Solter* Navás, 1912.

Este género comprende 23 especies desde el sur de la Península Ibérica y norte de África hasta Afganistán e India (Aspöck *et al.*, 2001a; Stange, 2004; Mansell, 2013; Michel, 2014; Oswald, 2016), aunque la mayoría de especies descritas son de Oriente Medio y Arabia Saudí.

Solter liber Navás, 1912 (Figs. 2.3-D, 2.24)

Solter liber Navás, 1912: Navás, 1912a: 33, 1913d: 19; Esben-Petersen, 1918: 119; Navás, 1924a: 56, 1925b: 29; Morton, 1925: 410; Esben-Petersen, 1936: 73; Auber, 1955b: 56; Monserrat, 1985a: 477, 1986: 97; Díaz-Aranda y Monserrat, 1988a: 115; Aspöck *et al.*, 2001a: 250; Whittington, 2002: 385; Stange, 2004: 281; Monserrat, 2005: 80; Monserrat y Acevedo, 2011: 126; Barreda, 2013b: 77; Mansell, 2013: 381 (rf); Monserrat y Triviño, 2013: 19, 107; Monserrat y Acevedo, 2013: 299; Michel, 2014: 529 (rf), 538-540 (morf).

Formicaleo annulatus (Klug, 1834): Navás, 1906: 140 (esta cita es posteriormente asignada a *Solter liber* por Navás, 1912 a: 34).

Fenología: entre los meses de julio y agosto.

Altitud: entre los 350 y los 940 metros

Medidas: longitudes alares del macho (máx.-mín.). Ala anterior: 32.4-30.4 mm, ala posterior 28.6-27.8 mm. Longitudes alares de la hembra (máx.-mín.). Ala anterior: 33.7-32.2 mm, ala posterior 31.4-29.4 mm.

Distribución: especie sáhara-eremial conocida de la Península Ibérica (España y Portugal), Marruecos, Túnez y Mauritania (Stange, 2004; Monserrat y Acevedo, 2013). Distribución en la Península Ibérica e Islas Baleares según mapa 2.18.

Tribu Acanthaclisini Navás, 1912.

Género *Acanthaclisis* Rambur, 1842.

Acanthaclisis es un género Paleártico que incluye 7 especies (Aspöck *et al.*, 2001a; Stange, 2004).

Acanthaclisis occitanica (Villers, 1789) (Figs. 2.3-B, 2.25).

Acanthaclisis occitanica (Villers, 1789): Pictet, 1865: 74, 110; Hagen, 1866a: 288, 1873: 262; Brauer, 1876: 289; Ventalló, 1904: 115; Navás, 1904a: 9, 1905c: 27, 1907b: 100, 1913d: 12, 1916d: 178, 1924a: 47, 1925b: 24; Vidal y López, 1943: 14; Steffan, 1975: 404; Marques y Ormières, 1978: 160; Monserrat, 1979a: 19; Aspöck *et al.*, 1980: 12; Monserrat, 1981: 152, 1984b: 110, 1985a: 476; Díaz-Aranda y Monserrat, 1988c: 215; Navarro *et al.*, 1988: 52; Gepp y Hölzel, 1989: 13; Aspöck *et al.*, 2001a: 232; Whittington, 2002: 381; González López, 2002: 203; Stange, 2004: 342; Monserrat, 2005: 80; Monserrat y Acevedo, 2011: 125; Krivokhatsky, 2011: 287; Monserrat y Triviño, 2013: 19, 95; Barreda, 2013a: 78; Monserrat y Acevedo, 2013: 291; Barreda *et al.*, 2015: 19.

Myrmeleon occitanicus Villers, 1789: Walker, 1853: 316.

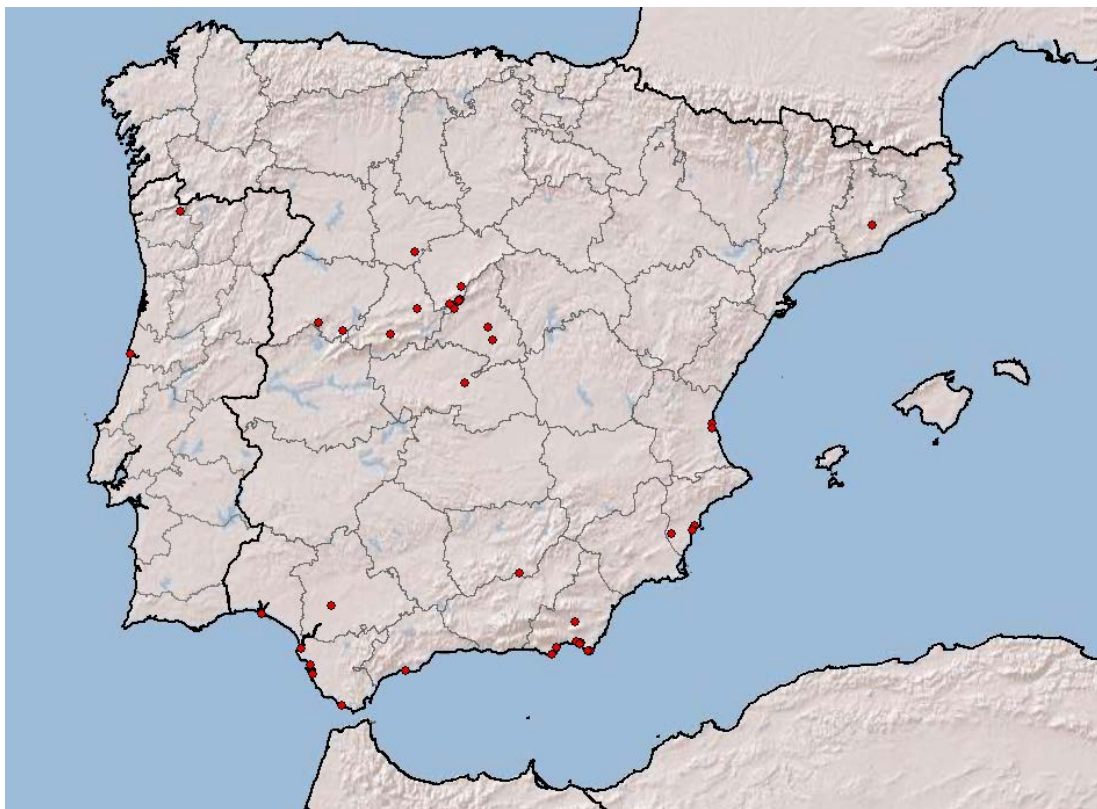
Fenología: entre los meses de junio y agosto.

Altitud: entre los 10 y los 1460 metros

Medidas: longitudes alares del macho (máx.-mín.). Ala anterior: 50.2-49.4 mm, ala posterior 45.0-42.2 mm. Longitudes alares de la hembra (máx.-mín.). Ala anterior: 57.1-47.8 mm, ala posterior 48.1-41.2 mm.



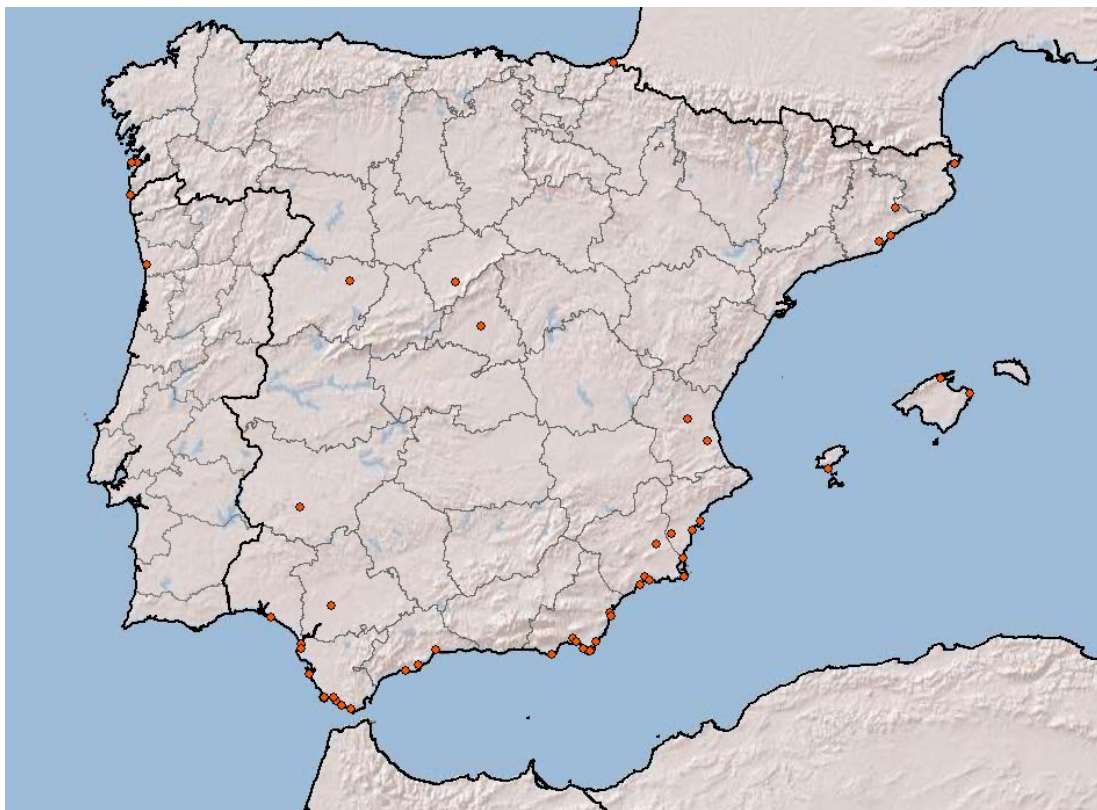
Figura 2.25. Aspecto del imago de *Acanthaclisis occitanica* (Villers, 1789).



Mapa 2.19. Distribución de *Acanthaclisis occitanica* en la Península Ibérica e Islas Baleares.



Figura 2.26. Aspecto del imago de *Synclisis baetica* (Rambur, 1842).



Mapa 2.20. Distribución de *Synclisis baetica* en la Península Ibérica e Islas Baleares.

Distribución: ampliamente distribuida en el Paleártico oeste (Stange, 2004; Monserrat y Acevedo, 2013). Distribución en la Península Ibérica e Islas Baleares según mapa 2.19.

Nuevo material estudiado: España. Almería: Punta Entina Sabinar, 28.VII.2016, 1 ♂ ex larva, F. Acevedo leg.

Género *Synclisis* Navás, 1919.

El género *Synclisis* comprende 3 especies paleárticas en las que solamente *S. baetica* pertenece a la fauna europea (Aspöck *et al.*, 2001a).

Synclisis baetica (Rambur, 1842) (Figs. 2.3-A, 2.26).

Synclisis baetica (Rambur, 1842): Navás, 1922a: 7, 1922b: 18, 1924a: 48, 1924c: 120, 1925b: 25, 1928a: 92, 1932a: 287; Vidal y López, 1943: 14; Stangey Miller, 1985: 38; Monserrat, 2005: 80; Monserrat y Acevedo, 2013: 291.

Acanthaclisis baetica Rambur, 1842: Rambur, 1842: 379; Rosenhauer, 1856: 367; Hagen, 1860b: 362, 1863: 198; Pictet, 1865: 75, 110; Hagen, 1866a: 289, 1866b: 378; McLachlan, 1875: 175; Brauer, 1876: 289; McLachlan, 1884: 183; Navás, 1900a: 96, 1904a: 9, 1905c: 27, 1907b: 100; Andreu, 1909: 160; Okamoto, 1910: 276; Banks, 1911: 6; Navás, 1913d: 14, 1914a: 750, 1914d: 187, 1914f: 609, 1916b: 172, 1916d: 178; Esben-Petersen, 1918: 127; Navás, 1919b: 218; Auber, 1955a: 57, 1958: 39; Mândru, 1961: 333; Berland, 1962: 58; Steinmann, 1963: 215; Steffan, 1975: 402; Monserrat, 1977: 16, 42; Marques y Ormières, 1978: 160; Insom *et al.*, 1979: 40; Monserrat, 1979a: 19, 1984a: 170, 1984b: 110, 1985a: 477, 1985c: 84; Tröger, 1988: 220, 221; Séméria y Berland, 1988: 98; Aspöck *et al.*, 2001a: 233; Whittington, 2002: 380; Stange, 2004: 358; Monserrat y Acevedo, 2011: 125; Krivokhatsky, 2011: 293; Monserrat y Triviño, 2013: 19, 95; Barreda, 2013a: 78.

Myrmeleon baeticus (Rambur, 1842): Walker, 1853: 316.

Fenología: entre los meses de mayo y octubre.

Altitud: entre los 10 y los 1000 metros.

Medidas: longitudes alares del macho (máx.-mín.). Ala anterior: 52.4-45.7 mm, ala posterior 44.5.-36.2 mm. Longitudes alares de la hembra (máx.-mín.). Ala anterior: 50.2-42.4 mm, ala posterior 44.0-36.4 mm.

Distribución: especie ampliamente distribuida en el Paleártico oeste (Stange, 2004; Monserrat y Acevedo, 2013). Distribución en la Península Ibérica e Islas Baleares según mapa 2.20.

Tribu Myrmeleontini Latreille, 1802.

Género *Myrmeleon* Linnaeus, 1767.

Este género es el único cosmopolita de la familia, y es el que más especies posee, comprendiendo alrededor de 180 especies, 150 de ellas en el Paleártico oeste (Aspöck *et al.*, 2001a; Stange, 2004).

Myrmeleon formicarius Linnaeus, 1767 (Figs. 2.4-A, 2.27).

Myrmeleon formicarius Linnaeus, 1767: Hagen, 1873: 289; Brauer, 1876: 289; Redtenbacher, 1884: 363; Navás, 1900a: 96; McLachlan, 1902b: 130; Navás, 1904b: 22, 24, 1904c: 200, 1905b: 117, 125, 1905c: 30, 1905d: 46; Lucas, 1905: 297, 298, 1906a: 53; Navás, 1907b: 94, 97, 1909b: 148, 1909c: 374; Andreu, 1909: 160; Navás, 1912a: 31, 1913a: 80, 1913d: 18, 1914i: 40, 1915: 470; Bosca Seytre, 1916: 48; Navás, 1918: 40, 1919a: 193, 1924a:



Figura 2.27. Aspecto del imago de *Myrmeleon formicarius* Linnaeus, 1767.



Mapa 2.21. Distribución de *Myrmeleon formicarius* en la Península Ibérica e Islas Baleares.

51, 1925b: 27, Stitz, 1927: 8; Navás, 1931a: 117; Eglin, 1940: 301; Vidal y López, 1943: 15; Principi, 1952: 16; Monserrat, 1977: 15, 44, 45; New, 1983: 282; Monserrat, 1984a: 169, 1984c: 156, 1984d: 46, 1996: 12; Letardi, 1998: 150; Aspöck *et al.*, 2001a: 260; Stange, 2004: 326; Krivokhatsky, 2011: 202; Monserrat y Triviño, 2013: 19, 101; Monserrat y Acevedo, 2013: 293.

Myrmeleon formicarium (sic) Linnaeus, 1767: Dziedzielewicz, 1891: 96.

Myrmeleon (Myrmeleon) formicarius Linnaeus, 1767: Monserrat, 1984b: 111, 1985a: 477, 1986: 96; Díaz-Aranda y Monserrat, 1988b: 219; Monserrat y Díaz-Aranda, 1988: 89, 1989: 49; Marín y Monserrat, 1989: 190; Monserrat, Marín y Díaz-Aranda 1994: 44.

Myrmeleon formicalynx Brauer (sic): Hagen, 1866a: 290.

Fenología: entre los meses de mayo y agosto.

Altitud: entre los 10 y los 2150 metros

Medidas: longitudes alares del macho (máx.-mín.). Ala anterior: 39.0-32.6 mm, ala posterior 37.5-31.0 mm. Longitudes alares de la hembra (máx.-mín.). Ala anterior: 38.0-31.5 mm, ala posterior 36.4-28.9 mm.

Distribución: *M. formicarius* es una especie Paleártica ampliamente distribuida (Stange, 2004; Monserrat y Acevedo, 2013). Distribución en la Península Ibérica e Islas Baleares según mapa 2.21.

Myrmeleon gerlindae Hölzel, 1974 (Figs. 2.4-B, 2.28).

Myrmeleon gerlindae Hölzel, 1974: Hölzel, 1974: 81; Aspöck *et al.*, 1980: 10, 12; Monserrat, 1984b: 111; Marín y Monserrat, 1995b: 112; 113; Monserrat, 1996: 12; Tröger, 1999: 9; Aspöck *et al.*, 2001a: 261; Stange, 2004: 327; Pantaleoni y Badano, 2012: 139; Monserrat y Triviño, 2013: 19, 102; Monserrat y Acevedo, 2013: 297.

Myrmeleon (Myrmeleon) gerlindae Hölzel, 1974: Díaz-Aranda y Monserrat, 1988c: 215; Marín y Monserrat, 1990: 222.

Fenología: entre los meses de junio y septiembre.

Altitud: entre los 20 y los 1700 metros.

Medidas: longitudes alares del macho (máx.-mín.). Ala anterior: 26.3-25.0 mm, ala posterior 24.5-23.6 mm. Longitudes alares de la hembra (máx.-mín.). Ala anterior: 26.0-24.0 mm, ala posterior 24.2-22.3.

Distribución: *M. gerlindae* es un elemento faunístico típico del Mediterráneo oeste, citado de Marruecos, Península Ibérica, sur de Francia, Cerdeña e Italia (Stange, 2004; Monserrat y Acevedo, 2013). Distribución en la Península Ibérica e Islas Baleares según mapa 2.22.

Myrmeleon inconspicuus Rambur, 1842 (Figs. 2.4-D, 2.29).

Myrmeleon inconspicuus Rambur, 1842: Navás, 1900b: 219, 1904b: 22, 24; Kempny, 1905: 673; Navás, 1905b: 112, 117, 128, 1905c: 30, 1907b: 94, 97; Pitarque, 1908: 22; Andreu, 1909: 160; Navás, 1909b: 148, 1909c: 176, 1911: 207, 1912a: 29, 31, 1912d: 162; Herrán, 1913: 110; Navás, 1913b: 67, 1913d: 17, 1913g: 48, 1914a: 752, 1914d: 187, 1914f: 612; Esben-Petersen, 1918: 125; Navás, 1924a: 52, 1925b: 28; Tjeder, 1954: 60; Auber, 1955a: 56, 1958: 36; Mândru, 1961: 333; Berland, 1962: 57; Steinmann, 1963: 219; Steffan, 1975: 389; Capra, 1976: 549; Monserrat, 1977: 44, 1978a: 60, 1979b: 411, 1982: 71, 1984d: 46; Díaz-Aranda y Monserrat, 1988a: 114; Séméria y Berland, 1988: 101; Marín y Monserrat, 1995a: 37, 1995b: 112; Monserrat, 1996: 12; Aspöck *et al.*, 2001a: 262; Whittington, 2002: 384; Stange, 2004: 330; Monserrat, 2005: 80; Krivokhatsky, 2011: 215; Monserrat y Triviño, 2013: 19, 103; Monserrat y Acevedo, 2013: 296; Monserrat *et al.*, 2013: 5.

Grocus inconspicuus leonina Navás, 1912: Vidal y López, 1943: 15.

Myrmeleon (Morter) inconspicuus Rambur, 1842: Monserrat, 1984b: 111, 1985a: 478, 1986: 97; Díaz-Aranda y Monserrat, 1988c: 216; Monserrat y Díaz-Aranda, 1988: 89, 1989: 49.

Myrmeleon inconspicuum (sic) Rambur, 1842: Bosca Seytre, 1916: 48.

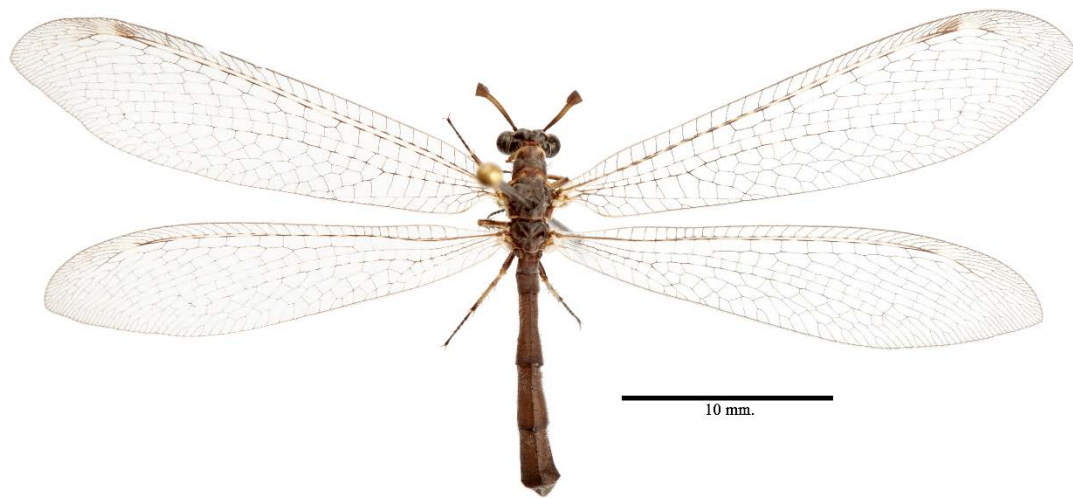
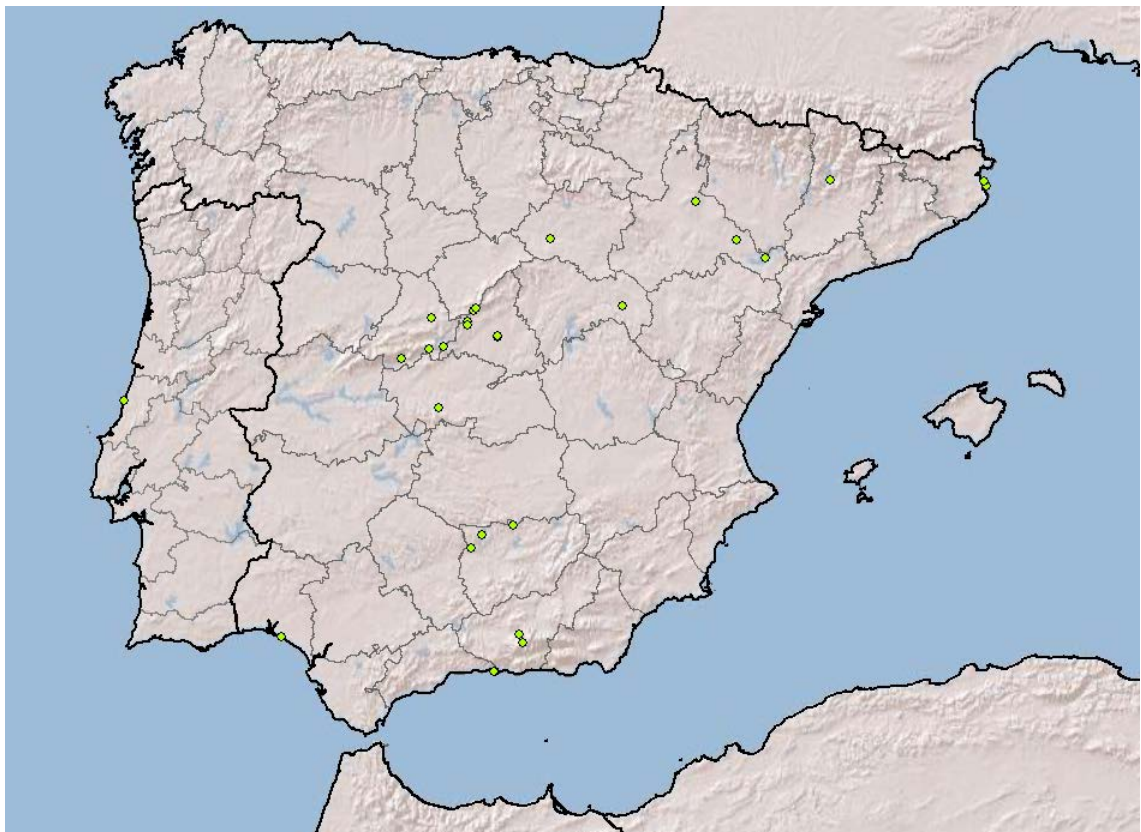


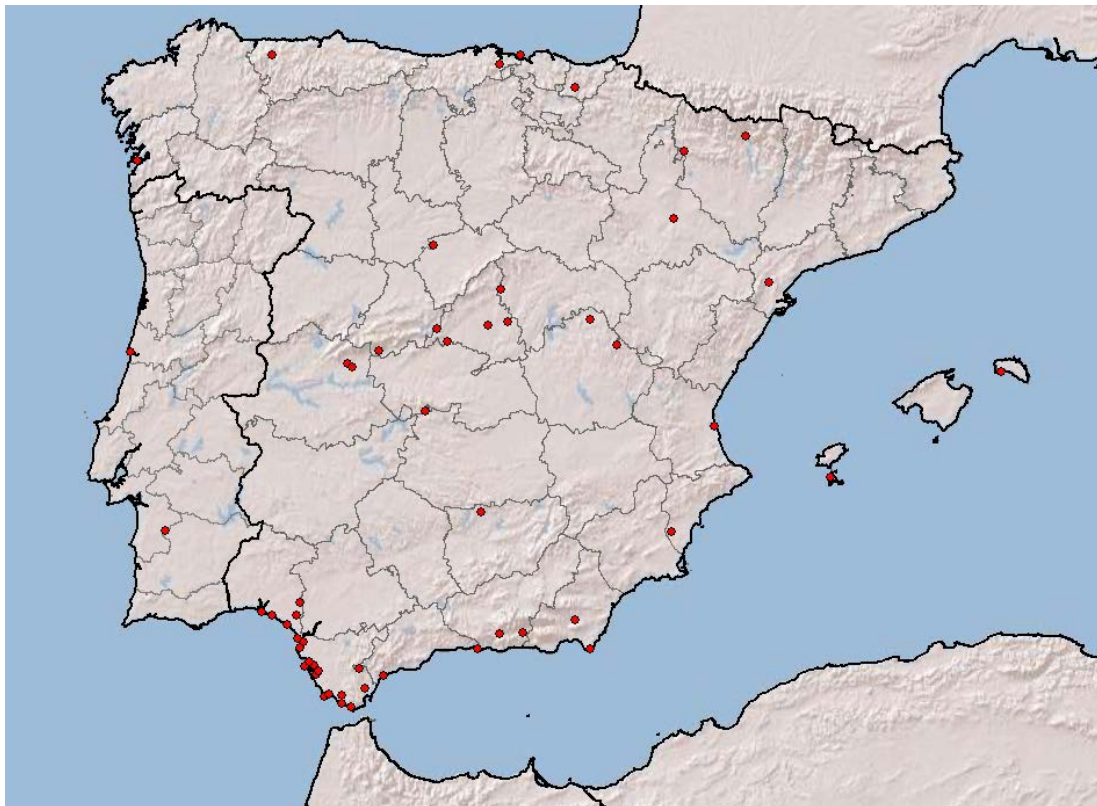
Figura 2.28. Aspecto del imago de *Myrmeleon gerlindae* Hölzel, 1974.



Mapa 2.22. Distribución de *Myrmeleon gerlindae* en la Península Ibérica e Islas Baleares.



Figura 2.29. Aspecto del imago de *Myrmeleon inconspicuus* Rambur, 1842.



Mapa 2.23. Distribución de *Myrmeleon inconspicuus* en la Península Ibérica e Islas Baleares.

Myrmeleon inconspicuus leonina Navás, 1912: Navás, 1912a: 30; Lacroix, 1913: 100; Navás, 1913b: 76, 1913d: 18, 1913e: 115, 1914a: 752, 1914f: 612, 1915: 68; Cervera, 1922: 142; Navás, 1922d: 148, 1924a: 52, 1925b: 28, 1927b: 113, 1927d: 122, 1932b: 13.

Fenología: entre los meses de junio y septiembre.

Altitud: entre los 10 y los 1315 metros

Medidas: longitudes alares del macho (máx.-mín.). Ala anterior: 25.4-21.3 mm, ala posterior 24.0-19.8 mm. Longitudes alares de la hembra (máx.-mín.). Ala anterior: 26.9-24.0 mm, ala posterior 24.6-22.4.

Distribución: *M. inconspicuus* está ampliamente distribuida en la región Paleártica oeste (Stange, 2004; Monserrat y Acevedo, 2013). Distribución en la Península Ibérica e Islas Baleares según mapa 2.23.

Nuevo material estudiado: Toledo: P. N. Cabañeros, El Chorro, 23.VII.2014, 2 ♂ y 2 ♀ ex larvas, F. Acevedo leg.; 30.VII.2014, 2 ♀ ex larva, F. Acevedo leg.; 4.VIII.2014, 2 ♂ ex larva, F. Acevedo leg.; 13.VIII.2014, 2 ♂ ex larva, F. Acevedo leg.

Myrmeleon hyalinus Olivier, 1811 (Figs. 2.4-C, 2.30).

Myrmeleon hyalinus Olivier, 1811: Navás, 1912f: 674, 1913d: 16, 1914d: 187, 1914j: 196, 1915: 47; Auber, 1955a: 56; Mândru, 1961: 333; Berland, 1962: 57; Steinmann, 1963: 220; Compte, 1968: 142; Monserrat, 1978a: 60, 1979a: 18, 1979b: 411, 1984d: 46; Séméria y Berland, 1988: 101; Marín y Monserrat, 1995a: 37; Monserrat, 1996: 12, Aspöck *et al.*, 2001a: 263; Monserrat, 2005: 80; Monserrat y Triviño, 2013: 19, 102; Monserrat y Acevedo, 2013: 294.

Morter hyalinus (Olivier, 1811): Navás, 1914f: 613; Esben-Petersen, 1918: 125; Cervera, 1922: 148; Navás, 1922d: 148, 1924a: 53, 1925b: 28, 1928a: 93, 1929a: 39; Vidal y López, 1943: 15; Kimmins, 1950: 156; Auber, 1955b: 56; Compte, 1967: 134; Insom *et al.*, 1979: 46.

Myrmeleon distinguendus Rambur, 1842: Rambur, 1842: 407; Schneider, 1845: 342; Walker, 1853: 372; Hagen, 1860b: 368; Pictet, 1865: 79; Hagen, 1866a: 290, 1866b: 437; McLachlan, 1882: 171, 1898: 157; Navás, 1904b: 24, 1905b: 127, 128, 1905c: 30, 1907b: 94, 1909b: 148; Andreu, 1909: 160; Navás, 1912a: 31; Bosca Seytre, 1916: 48.

Myrmeleom distinguendus Rambur, 1842: Navás, 1910: 45; Vidal y López, 1943: 15.

Myrmecaelurus distinguendus (Rambur, 1842): Costa, 1855: 16; Hagen, 1866b: 432; Brauer, 1876: 289.

Myrmeleon (Morter) hyalinus Olivier, 1811: Aspöck *et al.*, 1980: 10; Monserrat, 1984b: 95, 1985a: 477, 1985c: 84; Eglín, 1985: 323; Monserrat, 1986: 97, 1987: 134; Díaz-Aranda y Monserrat, 1988c: 215; Monserrat y Díaz-Aranda, 1988: 89, 1989: 49.

Myrmeleon cinereus Klug, 1834: Navás, 1913c: 99, 1913e: 114, 1914 a: 751.

Myrmeleon hyalinus distinguendus Rambur, 1842: Hölzel, 1987b: 81; Stange, 2004: 328.

Fenología: entre los meses de abril y septiembre.

Altitud: entre los 10 y los 820 metros

Medidas: longitudes alares del macho (máx.-mín.). Ala anterior: 25.3-21.3 mm, ala posterior 23.0-15.6 mm. Longitudes alares de la hembra (máx.-mín.). Ala anterior: 26.2-17.9 mm, ala posterior 24.0-16.7.

Distribución: ampliamente distribuida en la región Paleártica desde las Islas Canarias hasta Irán, a través del sur de Europa y norte de África, alcanzando en el sur Etiopía (Stange, 2004; Monserrat y Acevedo, 2013). Distribución en la Península Ibérica e Islas Baleares según mapa 2.24.

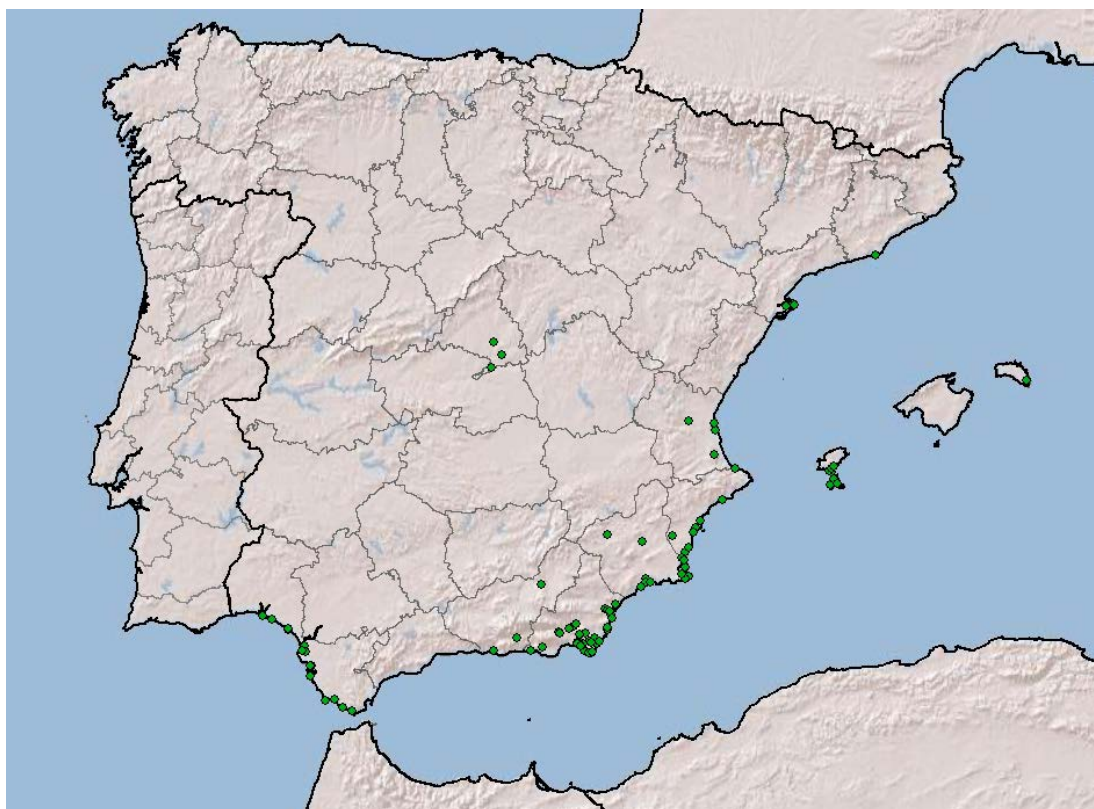
Nuevo material estudiado: Alicante: El Pinet, 4.VIII.2014, 1 ♂ ex larva, F. Acevedo leg. Almería: Amoladeras (centro de interpretación), 4.VIII.2014, 1 ♂ ex larva, F. Acevedo leg.; 8.IX.2014, 1 ♂ ex larva, F. Acevedo leg.; El Toyo, Rambla de El Toyo, 2 ♂ ex larva, F. Acevedo leg.; Rodalquilar, El Playazo, 1.IX.2014, 1 ♂ y 3

♀ recolectados mediante manguero nocturno no atraídos por la luz, F. Acevedo leg.; Retamar, Rambla Retamar, 11.VII.2014, 1 ♂ ex larva, F. Acevedo leg

M. hyalinus es una especie tremendamente variable en cuanto a su coloración corporal, presentando desde coloraciones amarillentas muy claras, hasta coloraciones marrón muy oscuro (Figs. 2.30-A, 2.30-B).



Figura 2.30. Aspecto del imago de *Myrmeleon hyalinus* Olivier, 1811. A: imago de coloración amarillenta; B: imago de coloración más oscura.



Mapa 2.24. Distribución de *Myrmeleon hyalinus* en la Península Ibérica e Islas Baleares.

***Myrmeleon almohadarum* Badano, Acevedo, Pantaleoni y Monserrat, 2016**
(Figs. 2.4-E, 2.31, 2.32, 2.33).

Material estudiado.

Se aporta a continuación la lista de los ejemplares adultos de esta nueva especie. Se indica el lugar donde el material estudiado está depositado: [VM] si es en la colección de V. J. Monserrat en la Cátedra de Entomología de la U. C. M.; [RAP] si es en la colección de R. A. Pantaleoni del ISE-CNR (Li Punti, Sassari, Cerdeña); o [DB] si es en la colección personal de D. Badano. Al ser paratipos, se dan los datos de ejemplares recolectados en Túnez, no pertenecientes por tanto al territorio de estudio. También se realizó un pequeño análisis molecular del gen COI que confirmó que se trataba de una nueva especie (ver Fig. 2.34) (Badano *et al.*, 2016b).

HOLOTIPO. España: Cádiz: Bolonia/ 30STE59/ 10 m/ ex larva 13.VII.2015 / F. Acevedo leg., 1 ♂ in alcohol [VM]. **PARATIPOS.** España: Almería: Las Casillas de Atochares, Rambla del Artal/ 30SWF78/ 210 m/ ex l. 20.VIII.2012 / F. Acevedo leg., 1 ♀ en seco [VM]; San Roque/ 30SWF07/ 300 m/ 2.IX.1993/ J. Ramírez leg., 1 ♀ en seco [VM]; Tabernas, Rambla Roja/ 30SWF59/ 360 m/ ex l. 16.VII.2012 / F. Acevedo leg., 1 ♂ en seco [VM]; Baleares, Ibiza, Las Salinas/ 31SCD50/ 10 m/ ex l. 3.VIII.2011 / V. J. Monserrat leg., 1 ♀ en seco [VM]; Cádiz: Barbate, Cerro del Pinar/ 30STF30/ 130 m/ 20.VIII.1976 / V. J. Monserrat leg., 1 ♀* en seco [VM]; Bolonia/ 30STE59/ 10 m/ ex l. 13.VIII.2012 / F. Acevedo leg., 1 ♂* en seco [VM]; Bolonia/ 30STE59/ 10 m/ ex l. 25.VIII.2012 / F. Acevedo leg., 1 ♂ en seco [VM]; Bolonia/ 30STE59/ 10 m/ ex l. 13.VII.2015 / F. Acevedo leg., 1 ♂ [VM]; Bolonia/ 30STE59/ 10 m/ ex l. 13.VII.2015 / F. Acevedo leg., 1 ♂ [VM]; Bonanza/ 29SQA37/ 18 m/ ex l. 2.VII.2012 / F. Acevedo leg., 1 ♂* en seco [VM], Bonanza/ 29SQA37/ 18 m/ ex l. 3.VII.2012/ F. Acevedo leg., 1 ♂* en seco [VM]; Bonanza/ 29SQA37/ 18 m/ ex l.

13.VII.2012 / F. Acevedo leg., 1 ♀* en seco [VM]; Bonanza/ 29SQA37/ 18 m/ ex l. 23.VII.2012 / F. Acevedo leg., 1 ♂* en seco [VM]; Cádiz, Castillo de San Sebastián/ 29SQA44/ 10 m/ 10.VII.1976 / V. J. Monserrat leg., 1 ♂* en seco [VM]; Caños de Meca/ 29SQA60/ 10 m/ ex l. 23.VII.2012 / F. Acevedo leg., 1 ♂* en seco [VM]; Caños de Meca/ 29SQA60/ 10 m/ ex l. 4.VIII.2012 / F. Acevedo leg., 1 ♂* en seco [VM]; Chiclana/ 29SQA53/ 10 m/ex l. 13.VII.2012 / F. Acevedo leg., 1 ♂* en seco [VM]; Pinar de la Duquesa /26.VIII.1977/ 10 m/ V. Monserrat leg., 1 ♀* en seco [VM]; Playa de Los Lances/ 30STE69/ 10 m/ ex l. 13.VIII.2012 / V. J. Monserrat leg., 1 ♂* en seco [VM]; Playa de Los Lances/ 30STE69/ 10 m/ ex l. 27.VIII.2012 / V. J. Monserrat leg., 1 ♀* en seco [VM]; Puerto Santa María, La Puntilla/ 29SQA45/ 10 m/ 29.VI.1976 / V. J. Monserrat leg., 1 ♂* en seco [VM]; Venta del Retín/ 30STF50/ 40 m/ 5.VIII.1976 / I. Reviejo leg., 1 ♀* en seco [VM]; Huelva: Punta Umbría/ 29SPB81/ 10 m/ ex l. 16.VII.2012 / F. Acevedo leg., 1 ♀* en seco [VM]; Punta Umbría/ 29SPB81/ 10 m/ ex l. 4.VIII.2012 / F. Acevedo leg., 1 ♀* en seco [VM]; Jaén: El Centenillo/ 30SVH34 / 600 m/ ex l. 6.VII.1986/ V. J. Monserrat leg., 1 ♂*² [VM]; El Centenillo/ 30SVH34 / 600 m/ ex l. 10.VII.1986/ V. J. Monserrat leg., 1 ♂*² [VM]; El Centenillo/ 30SVH34 / 600 m/ ex l. 10.VII.1986/ V. J. Monserrat leg., 1 ♀*² [VM]; El Centenillo/ 30SVH34 / 600 m/ ex l. 11.VII.1986/ V. J. Monserrat leg., 1 ♀*² [VM]; El Centenillo/ 30SVH34 / 600 m/ ex l. VIII.1986/ V. J. Monserrat leg., 1 ♀*² [VM]; Málaga: Estepona, Sierra Bermeja, Rio Padrón/ 30SUF03/ 140 m/9.VII.2013 V. J. Monserrat leg., 1 ♂ en seco, [DB].

Túnez: Tunis, Gammarth / VII.2010 / INREGREF leg. / 1 ♀, ex larva, in alcohol [DB]; Tunis, Gammarth / VII.2010 / INREGREF leg. / 2 ♂, 2 ♀, ex larvas, in alcohol [RAP]; Forêt de Dar Chichou / VIII.2010 / INRGREF leg. 1 ♂, 4 ♀ ex larvas, in alcohol [RAP]; Al Sawasi (=Souassi) / VIII.2010 / INRGREF leg. 1 ♀ ex larva, in alcohol [RAP]; Tunis, Gammarth / 9.IV.2014 / R. A. Pantaleoni leg., 1 ♀, ex larva, dry pinned [DB]; Tunis, Gammarth / 9.IV.2014 / R. A. Pantaleoni leg. 1 ♂, 2 ♀, ex larvas, in alcohol [DB]; Tunis, Gammarth / 9.IV.2014 / R. A. Pantaleoni leg. 3 ♂, 2 ♀, ex larvas, in alcohol [RAP].

*: ejemplares citados como *M. inconspicuus* en Monserrat y Acevedo (2013: pág. 296).

*²: ejemplares citados como *M. inconspicuus* en Díaz-Aranda y Monserrat (1988a: pág. 114).

Diagnosis.

Especie de pequeño tamaño dentro de *Myrmeleon*, con coloración general del *habitus* marrón, veteado de varios tonos (Figs. 2.4, 2.31, 2.32-A, 2.32-B); pronoto con un patrón diagnóstico (Figs. 2.4, 2.32-C); alas hialinas con venas oscuras y pálidas discontinuas (Figs. 2.31, 2.32-E); las alas posteriores del macho provistas de *pilula axilaris*; abdomen marrón con manchas pálidas muy visibles, creando un patrón anulado (Figs. 2.31, 2.32-A, 2.32-B).

Descripción del adulto

Media de la longitud del cuerpo 20.43 mm (min-max 16.03-26.82); longitud del ala anterior del macho 21.56 mm (19.20-23.33), longitud del ala anterior de la hembra 23.05 mm (19.84-26.5), ratio anchura/longitud (ambos sexos) 0.23; longitud ala posterior del macho 19.57 mm (16.35-21.42), longitud en la hembra 20.81 mm (17.77-25.55), ratio anchura/longitud (ambos sexos) 0.22.

Coloración general. Marrón con grandes marcas de color ocre extendidas en tórax y abdomen (Figs. 2.31, 2.32-A, 2.32-B).

Cabeza. Vértex y occipucio marrón con un patrón ocre contrastado (Fig. 2.32-D). Frente marrón con marcas laterales más pálidas inferiormente. Borde ocular pálido. Clípeo pálido con una marca mediana muy poco visible. Labro pálido. Palpos maxilares marrones, palpos labiales pálidos con el último segmento fusiforme, marrón oscuro. Escapo marrón con la porción distal pálida, pedicelo marrón oscuro, flagelo marrón (Fig. 2.32-D).

Tórax. Pronoto marrón, con el margen anterior ocre; zona dorsal con un patrón complejo compuesto por una línea pálida estrecha en la zona media, un par de puntos pálidos poco definidos en la mitad anterior a cada lado, y otro par de puntos pálidos bien contratados en la mitad basal, uno a cada lado de la línea media (Figs. 2.4-D, 2.32-C). Mesonoto y metanoto marrones, con los márgenes laterales e inferiores de sus escleritos ocre (Figs. 2.31, 2.32-A, 2.32-B).

Patatas. Coxas marrones en todas las patas (Fig. 2.32-B). Patas pro- y mesotorácicas con manchas marrones extensivas en fémur y tibia. Patas metatorácicas con manchas marrones en el fémur y la zona más interna de la tibia marrón. Espolones tibiales tan largos como el primer tarsómero (Fig. 2.32-B).

Alas. Relativamente anchas con el ápice redondeado (Figs. 2.31, 2.32-E). Membranas hialinas. Pterostigma distintivo, proximalmente marrón y distalmente blanquecino. Venación predominantemente marrón oscuro con zonas discontinuas pálidas alternativamente dispuestas. Ala anterior con el sector del radio presentando de cinco a siete (menos frecuentemente ocho) venas trasversales, produciendo que las celdillas del área del sector del radio sean pocas y alargadas. Horquilla cubital del ala anterior es ligeramente más basal en su posición que la bifurcación de la mediana anterior. Alas posteriores con una media de cinco venas trasversales presectoriales. Alas posteriores del macho presentan *pilula axilaris* (Figs. 2.31, 2.32-E).

Abdomen. Menor que las alas (Figs. 2.32-A, 2.32-B). Terguitos marrones, con grandes manchas proximales extensivas de color ocre. Esternitos marrones con pequeñas manchas pálidas en la zona proximal. Membrana interpleural marrón, con marcas más pálidas. Ectoprocto ocre. *Terminalia* del macho como en figuras 2.33-A y 2.32-C; genitalia del macho (complejo gonarco-parámeros) como en figura 2.33-E y 2.33-F. *Terminalia* de la hembra como en figuras 2.33-B y 2.33-D.

Variabilidad. Al igual que muchos de sus congéneres, *M. almohadarum* es una especie relativamente variable en cuanto al patrón de coloración. La coloración del cuerpo de esta especie varía desde marrón claro a marrón muy oscuro, aunque nunca es ocre pálido o negruzco, como son las especies *Myrmeleon mariaemathildae* Pantaleoni *et al.* 2010 y *M. inconspicuus* relativamente. Algunos individuos están caracterizados por la fusión parcial o incluso la pérdida del patrón del pronoto (fig. X). Las machas en el clípeo también son relativamente variables.

Resultados del análisis filogenético (Fig. 2.34). En el análisis molecular, se utilizaron secuencias del gen COI obtenidas de GenBank. En la figura 3.34 aparecen los códigos de las especies analizadas. Los métodos de alineamiento de secuencias y de análisis bayesiano están detallados en Badano *et al.* (2016b). Las seis especies del género *Myrmeleon* incluidas en el conjunto de datos analizados, fueron soportadas por probabilidades posteriores bayesianas (PPB) de 1,0 (Fig. 2.34). El algoritmo bayesiano de proceso de árboles de Poisson aplicado en el árbol de consenso bayesiano también apoyó la existencia de seis especies, reforzando lo que se había estudiado en morfología. El estatus de *M. almohadarum* como una nueva especie se confirmó con una PPB de 0,97. El análisis bayesiano reconstruyó a *M. almohadarum* como especie hermana de *M. inconspicuus* con una probabilidad posterior de 1,0

Discusión y notas comparativas. El conjunto de caracteres de los adultos y las larvas permite incluir a esta nueva especie en el grupo de especies de *M. inconspicuus*, un grupo delimitado inicialmente por Pantaleoni *et al.* (2010), y que incluyen las especies turano-europea *M. inconspicuus*, centro-mediterránea *M. mariaemathildae*, y el taxón euro-asiático *Myrmeleon immanis* Walker, 1853. Estas especies difieren de otros congéneres del Paleártico en un conjunto de caracteres del adulto y de sus larvas, que incluyen: la posición de la horquilla cubital del ala anterior que es ligeramente más basal que la bifurcación de la mediana anterior, la *pilula axilaris* de los machos, y la genitalia del macho con el mediunco largo, lamelar (Fig. 2.33-F). La terminalia de los machos y su genitalia (complejo gonarco-parámeros; o complejo de gonocoxitos 9 + gonocoxitos 11 según Aspöck y Aspöck, 2008) también indican que pertenece al complejo de especies de *Myrmeleon inconspicuus*; y difieren de los complejos de especies de *M. formicarius* (*Myrmeleon formicarius*; *Myrmeleon noacki* Ohm 1965; *Myrmeleon gerlindae*) y *M. hyalinus* (*M. hyalinus*; *Myrmeleon amicus* Hölzel et Ohm 1983; *Myrmeleon pellucidus* Hölzel 1988).

M. almohadarum posee caracteres en sus imagos (y en sus larvas) que la hacen encajar en este grupo, algo confirmado también en los análisis moleculares realizados. Es distinguible respecto de *M. immanis* por el característico *habitus* de este último (coloración del cuerpo negra y amarillenta, con las alas hialinas y el ápice punteado de manchas oscuras). *M. inconspicuus* es también notablemente más oscuro que esta nueva especie, y está caracterizado por un pronoto muy oscuro, con la zona anterior y una delgada línea media más claras, y dos puntos aislados a cada lado (Figs. 2.4-D, 2.4-E, 2.32-C). Por otro lado, la especie *M. mariaemathildae* es altamente variable, con morfologías pálidas y oscuras, aunque la mayoría de ejemplares son ocre pálidos. La pigmentación del pronoto de *M. mariaemathildae* está generalmente caracterizada por grandes manchas pálidas y dos grandes áreas oscuras, con una línea media ancha y pálida, y dos marcas pálidas conectadas a un par de puntos pálidos en la zona posterior, aunque en los ejemplares más oscuros el pronoto de esta especie recuerda mucho al de *M. inconspicuus* (ver Pantaleoni *et al.*, 2010). *M. almohadarum* es distintiva respecto a estas especies estrechamente relacionadas por la coloración general marrón del *habitus* del adulto, y el patrón del pronoto, de coloración marrón oscura con dos manchas pálidas a cada lado conectadas con una línea media pálida (pese a que este patrón es algo variable). Asimismo, esta nueva especie está caracterizada por el sector del radio del ala anterior con cinco a siete venas trasversales que forman celdillas poco numerosas y grandes en la región del SR (Fig. 2.32-E). En otras especies (incluyendo las del grupo *M. inconspicuus*), el número de venas trasversales del SR es normalmente de diez o más, y las celdillas de esta región alar son numerosas y pequeñas (Fig. 2.29).

M. almohadarum es muy similar a la especie africana *Myrmeleon caliginosus* Hölzel y Ohm, 1983. Las diferencias más obvias entre estas especies, además de la genitalia, son la presencia de *pilula axilaris* en las alas posteriores de los machos, siempre ausente en *M. caliginosus*, y que esta última especie es mucho más oscura, con cuatro puntos pálidos en el pronoto bien separados y no conectados por una línea media.

Distribución: especie conocida de la Península Ibérica e Ibiza (Islas Baleares), también distribuida en Túnez (Badano *et al.*, 2016b). Distribución en la Península Ibérica e Islas Baleares según mapa 2.25.



Figura 2.31. Aspecto del imago de *Myrmeleon almohadarum* Badano, Acevedo, Pantaleoni y Monserrat, 2016.



Mapa 2.25. Distribución de *Myrmeleon almohadarum* Badano, Acevedo, Pantaleoni y Monserrat, 2016 en la Península Ibérica e Islas Baleares.

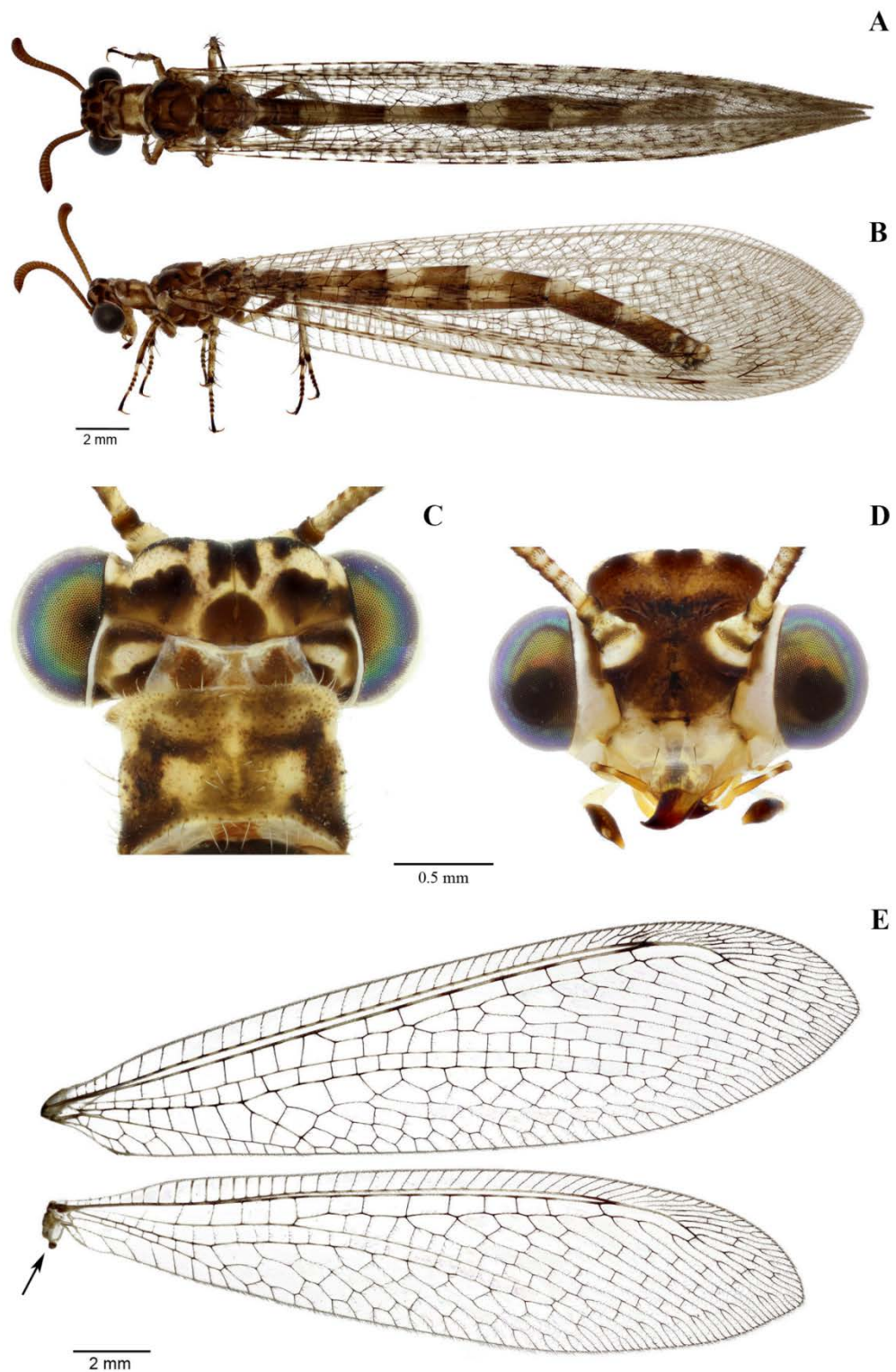


Figura 2.32. *Myrmeleon almohadarum* sp. nov., adulto. A: *habitus*, vista dorsal; B: *habitus*, vista lateral; C: cápsula cefálica y pronoto, vista dorsal; D: cápsula cefálica, vista frontal; E: alas, vista dorsal (la flecha señala la posición de la *pilula axilaris* en el ala posterior) (según Badano *et al.*, 2016b).

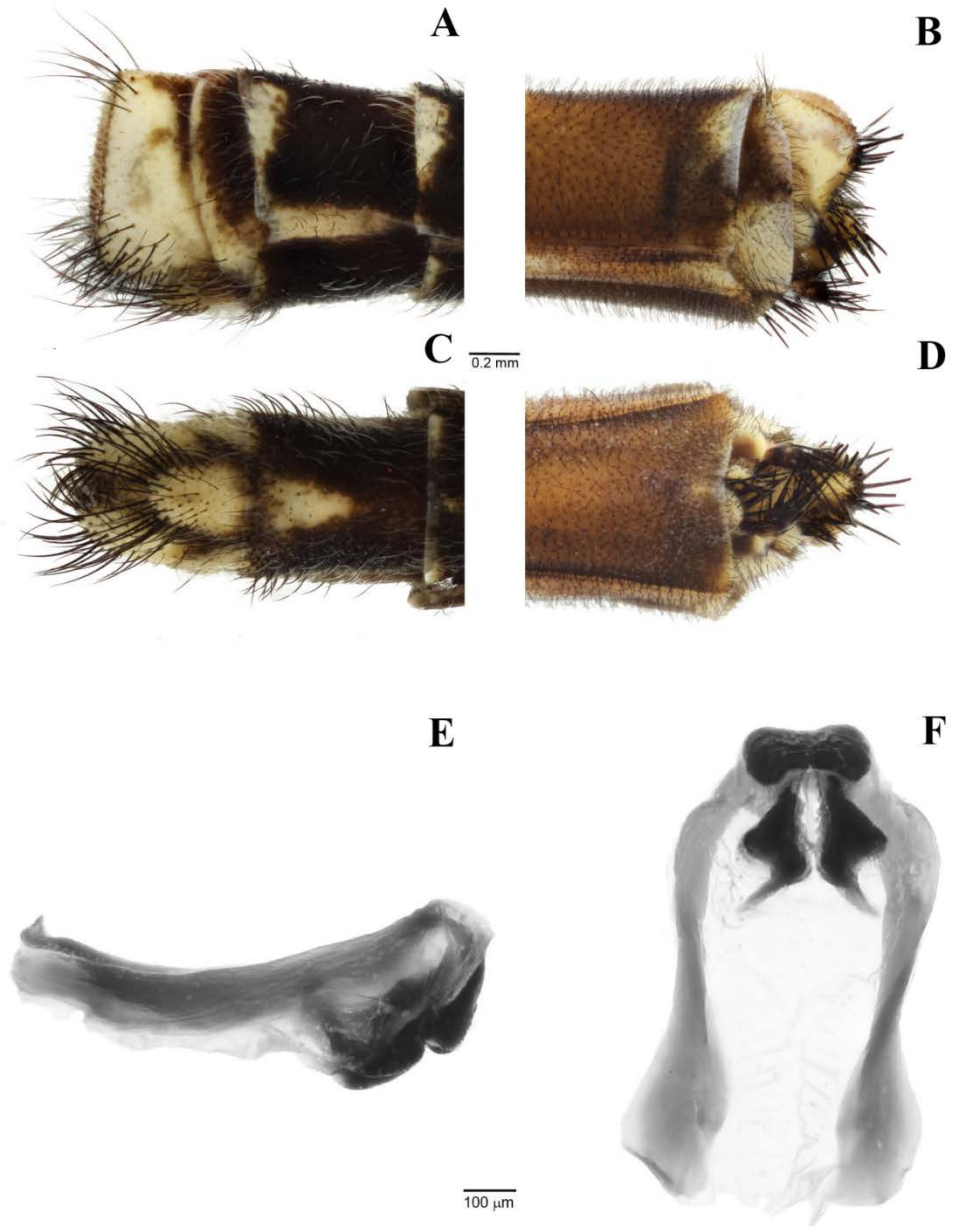


Figura 2.33. *Myrmeleon almohadarum* sp. nov., adulto. A: *terminalia* del macho, vista lateral; B: *terminalia* de la hembra, vista lateral; C: *terminalia* del macho, vista ventral; D: *terminalia* de la hembra, vista ventral; E: complejo gonarco-parámetros del macho, vista lateral; F: complejo gonarco-parámetros del macho, vista ventral (según Badano *et al.*, 2016b).

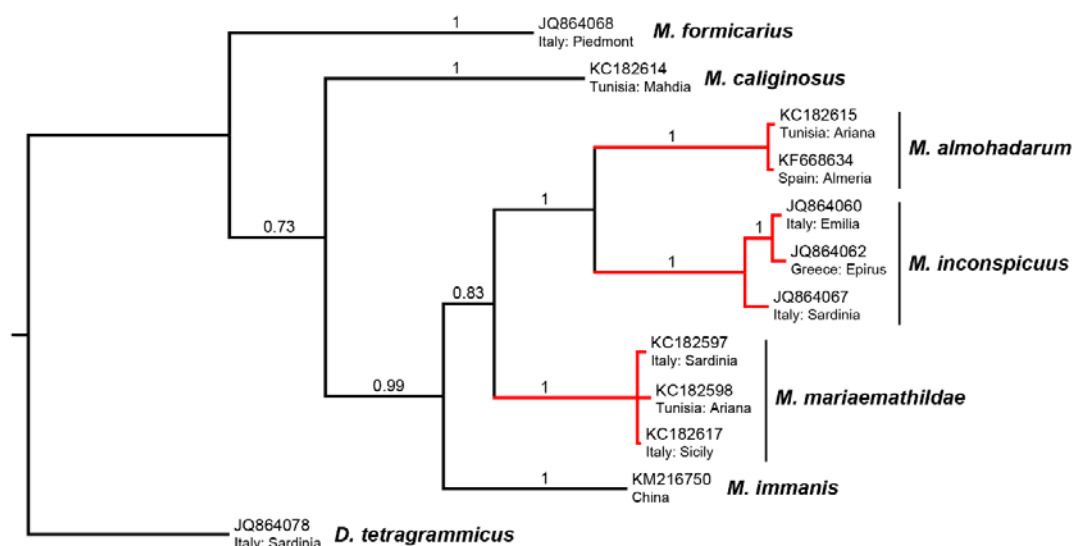


Figura 2.34. Árbol de consenso enraizado de las relaciones filogenéticas basado en un análisis bayesiano de secuencias de COI entre las especies analizadas de *Myrmeleon*. El promedio de longitudes de rama es proporcional al número de sustituciones por sitio en el modelo de sustitución GTR + I. Las probabilidades posteriores bayesianas se muestran encima de cada rama; los valores de soporte para las relaciones entre especies no se muestran para ramas muy cortas. Los nodos de especies identificados por bPTP están resaltados por las ramas terminales rojas. Los códigos de GenBank para los ejemplares se muestran al final de cada rama (según Badano *et al.*, 2016b).

Género *Euroleon* Esben-Petersen, 1918.

Euroleon es un género pequeño, con seis especies de distribución exclusivamente Paleártica (Aspöck *et al.*, 2001a; Stange, 2004).

Euroleon nostras (Geoffroy en Fourcroy, 1785) (Figs. 2.1-B, 2.35).

Euroleon nostras (Geoffroy en Fourcroy, 1785): Navás, 1924a: 55, 1925b: 29, 1927c: 95; Eglín, 1940: 302; Monserrat, 1977: 14, 43, 1981: 152, 1984a: 168, 1984d: 46, 1985a: 478; Díaz-Aranda *et al.*, 1986a: 1125, 1986b: 1135; Monserrat y Díaz-Aranda, 1987: 176; Díaz-Aranda y Monserrat, 1988b: 219; Marín y Monserrat, 1989: 290; Monserrat, 1996: 12; Aspöck *et al.*, 2001a: 266; Stange, 2004: 304; Monserrat y Acevedo, 2011: 126; Krivokhatsky, 2011: 228; Monserrat y Triviño, 2013: 19, 98; Monserrat y Acevedo, 2013: 297.

Euroleon nostras regis Navás, 1919: Navás, 1919b: 218, 1924a: 56, 1925b: 29; Monserrat, 1977: 14, 43.

Myrmeleon europaeum McLachlan, 1873: Brauer, 1876: 289; Dziedzielewicz, 1891: 97

Myrmeleon europaeus McLachlan, 1873: Redtenbacher, 1884: 361.

Myrmeleon nostras Geoffroy en Fourcroy, 1785: Navás, 1904b: 24, 25, 1905d: 46, 1907b: 96, 98, 1909b: 148, 1912a: 31, 1913a: 80, 1913d: 18; Monserrat, 1977: 14, 43.

Fenología: entre los meses de junio y septiembre.

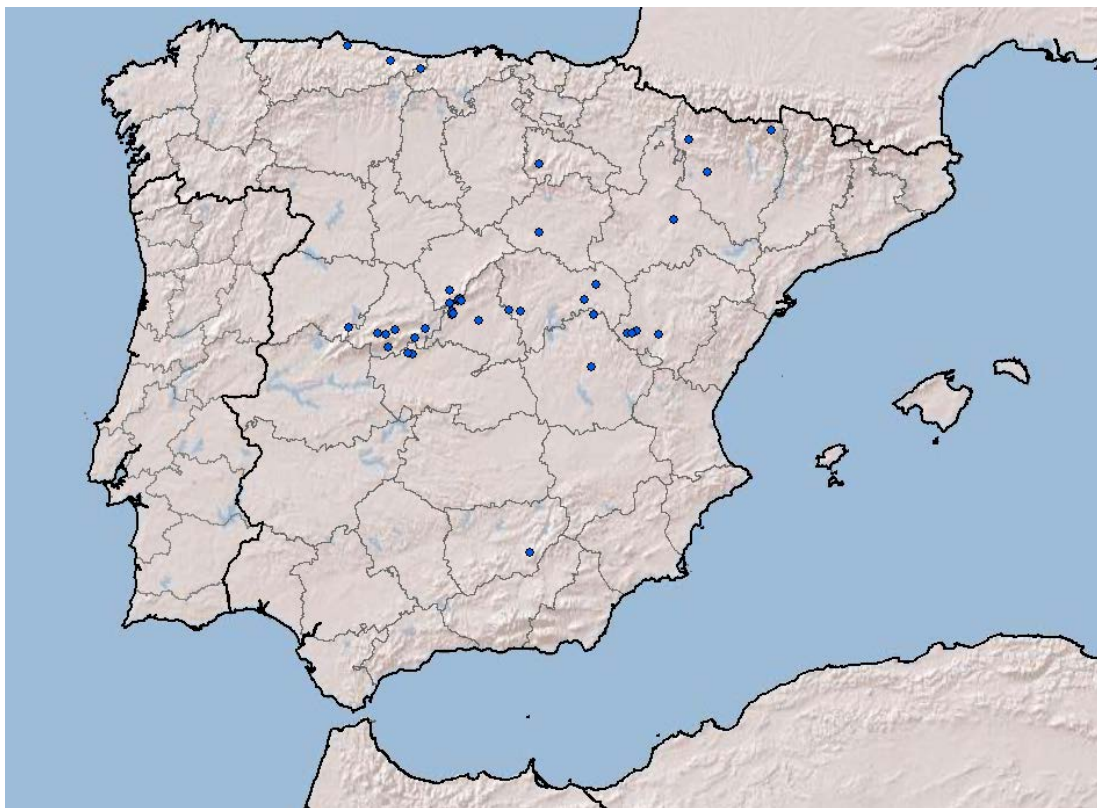
Altitud: entre los 60 y los 1700 metros

Medidas: longitudes alares del macho (máx.-mín.). Ala anterior: 32.1-21.7 mm, ala posterior 30.0-19.0 mm. Longitudes alares de la hembra (máx.-mín.). Ala anterior: 34.6-26.6 mm, ala posterior 31.1-24.3.

Distribución: ampliamente distribuida en el Paleártico oeste (Stange, 2004; Monserrat y Acevedo, 2013). Distribución en la Península Ibérica e Islas Baleares según mapa 2.26.



Figura 2.35. Aspecto del imago de *Euroleon nostras* (Geoffroy en Fourcroy, 1785).



Mapa 2.26. Distribución de *Euroleon nostras* en la Península Ibérica e Islas Baleares.

Se finaliza con una breve relación de alguna especie sugerida como probable en la fauna estudiada; de otras citadas en la zona, cuya veracidad en su identificación está aún por demostrar; y por último algunas especies citadas erróneamente en la Península Ibérica e Islas Baleares. Esta información ya ha sido publicada previamente (Monserrat, 1985c; 2011; Monserrat y Acevedo, 2013).

2.5. Especies citadas como probables en la Península Ibérica.

Dendroleon pantherinus (Fabricius, 1787)

Especie eurosiberiana extendida al Cáucaso, Georgia, Anatolia, Azerbaiyán y China, no citada en la fauna ibérica. Navás (1904b: 21) la cita como probable en ella. Por su distribución geográfica, es muy posible que pueda habitar en zonas boscosas del tercio norte peninsular, aunque aún no ha sido hallada (Monserrat y Acevedo, 2013).

2.7. Especies incorrectamente citadas en la Península Ibérica.

Myrmeleon bore (Tjeder, 1941)

Myrmeleon bore (Tjeder, 1941): Letardi, 1998: 150; Stange, 2004: 320; Monserrat y Triviño, 2013: 19, 101; Monserrat y Acevedo, 2013: 297.

La cita de esta especie en la Península Ibérica probablemente se deba a un error de etiquetado como ya sugieren Monserrat (2011) y Monserrat y Acevedo (2013), y aunque hasta ahora se ha mantenido como presente en la zona de estudio debido a esta referencia, en esta Tesis Doctoral se considera ausente de la Península Ibérica e Islas Baleares (Monserrat y Acevedo, 2013).

Se trata de una especie ampliamente distribuida en el Paleártico hasta Japón (Stange, 2004).

Baliga asakurae (Okamoto, 1910)

Especie oriental conocida de Formosa. Como *Baliga asakurai* Okamoto, 1910, cita Navás (1927a: 31) un ejemplar erróneamente rotulado de Murcia. Posteriormente Monserrat (1985c: 92, 2011: 163) comenta este hecho (Monserrat y Acevedo, 2013).

Baliga pupillatus (Navás, 1905)

Especie oriental conocida de la India. Navás (1927a: 31) cita un ejemplar erróneamente rotulado de Murcia. Posteriormente Monserrat (1985c: 92, 2011: 163) comenta este hecho (Monserrat y Acevedo, 2013).

Formicaleo formosanus Okamoto, 1910

Especie oriental conocida de Formosa. Navás (1927a: 33) cita un ejemplar erróneamente rotulado de Murcia. Posteriormente Monserrat (1985c: 92) comenta este hecho (Monserrat y Acevedo, 2013).

Macronemurus ibericus Navás, 1927

Especie descrita por Navás (1927e: 78) de Portugal. Más tarde Hölzel (1972: 44) sinonimiza esta especie a *Macronemurus linearis* (Klug, 1834), especie conocida de Siria, Líbano e Israel, y sugiere un evidente error de etiquetación. Posteriormente Hölzel (1987a: 379), Aspöck *et al.* (1980: 411) y Monserrat (2011: 163) comentan este hecho (Monserrat y Acevedo, 2013).

***Myrmecaelurus atrifrons* (Hölzel, 1970)**

Especie conocida de Mongolia, China, Irán y Turquía, que fue erróneamente citada de España por Whittington (2002: 384) como *Nohoveus atrifrons* (Hölzel, 1970). Posteriormente Monserrat (2011: 163) detecta y corrige el error de interpretación en los datos de captura (Burujón, Toledo, España por Burlan, Ararat, Turquía) (Monserrat y Acevedo, 2013).

***Neuroleon aguilari* Navás, 1930**

Especie de Sri Lanka descrita e inadecuadamente listada entre las especies recolectadas en Ribera de Cardós (Lérida) por Navás (1930a: 50). Posteriormente Aspöck *et al.* (1980: 411) cita y subsana esta confusión, y Monserrat (2011: 163) comenta este hecho (Monserrat y Acevedo, 2013).

CAPÍTULO 3. ESTADIOS LARVARIOS DE LAS ESPECIES ÍBERO-BALEÁRICAS DE MYRMELEONTIDAE.

3.1. Antecedentes y comentarios previos.

El conocimiento de las larvas de Myrmeleontidae es muy importante para la sistemática y filogenia de la familia (Stange y Miller, 1990; Mansell, 1999; Stange, 2004; Badano *et al.*, 2016a). Sin embargo, el número de estadios larvarios conocidos continua siendo pobre si se compara con la gran cantidad de especies descritas. Históricamente, han sido pocos los taxónomos que se han dedicado a la tarea de describir estos estadios preimaginales (Brauer, 1854, 1855, 1867; Hagen, 1873; Redtenbacher, 1884; Steffan, 1968, 1971, 1975; Willmann, 1977; Stange y Miller, 1985, 1990; Stange *et al.*, 2003; Satar *et al.*, 2006; Devetak *et al.*, 2010a, 2010b; etc.), probablemente debido a la gran dificultad que entraña localizarlos y recolectarlos. Sin embargo, en los últimos años, y especialmente durante el desarrollo de esta Tesis Doctoral, algunos trabajos han contribuido a ampliar el número de especies descritas (Acevedo *et al.*, 2013, 2014; Devetak *et al.*, 2013; Badano *et al.*, 2014; Badano y Pantaleoni, 2014), sobre todo para la fauna europea e ibérica, resaltando de nuevo la gran necesidad del conocimiento de los estadios larvarios para establecer una clasificación y una filogenia más natural de esta familia.

En este capítulo, se describen morfológicamente las larvas de tercer estadio de Myrmeleontidae de las especies de la Península Ibérica e Islas Baleares, utilizando la nomenclatura de los caracteres morfológicos comentados en el capítulo 1. No se han podido aportar los datos morfológicos de las especies *Palpares hispanus* Hagen, 1860 y *Neuroleon distichus* (Navás, 1903) por no haber sido posible recolectarlas u obtener hembras grávidas o con puestas viables, ni por tanto estudiarlas, y por no existir información bibliográfica sobre ellas. Asimismo, tampoco se aporta descripción de la especie *Myrmeleon bore* (Tjeder, 1941) por haberse descartado su presencia en la Península Ibérica. Se ha realizado una clave de identificación de los géneros estudiados, así como claves de identificación de especies para los géneros que presentan más de una especie.

En las descripciones del tercer estadio larvario de cada especie estudiada, se indica, para cada tribu considerada, lo que se conoce en bibliografía, y se da una diagnosis de cada género a partir de lo estudiado aquí, combinándolo con la información bibliográfica previa. Para cada especie, se aporta las referencias bibliográficas (si existen) en la que se han descrito o aparece información de sus fases larvarias, una descripción detallada (incluyendo tipo de quetotaxia observada mediante SEM) y, cuando se conocen, datos de la biología y el comportamiento. Además, se aportan los tamaños de los capullos.

En el material estudiado de cada especie, sólo se indican el recolector o recolectores cuando no ha sido F. Acevedo, o F. Acevedo junto con V. J. Monserrat. Tampoco se detallan los datos del material comparativo estudiado durante la estancia en el Istituto per lo studio degli ecosistemi, dell centro Nazionale della Ricerca (Italia).

Cerdeña: Li Punti, Sassari, Cerdeña), depositado en la colección de R. A. Pantaleoni (aunque sí el ejemplar estudiado de la especie *Palpares libelluloides* (Linnaeus, 1764) por ser el único de su especie que se ha podido analizar).

Durante el desarrollo de esta investigación, se han descrito y publicado por primera vez las larvas de las especies *Distoleon annulatus* (Klug, 1834), *Tricholeon relictus* Hölzel y Monserrat, 2002, *Solter liber* Navás, 1912 y *Myrmeleon almohadarum* Badano, Acevedo, Pantaleoni y Monserrat, 2016; y se ha redescrito la de *Distoleon tetragrammicus* (Fabricius, 1798) (Acevedo *et al.*, 2013; 2014; Badano *et al.*, 2014, 2016b). Se añade ahora la primera descripción de la larva de *Creoleon aegyptiacus* (Rambur, 1842), y las primeras fotografías de ejemplares completos de la larva de *Neuroleon ocreatus* (Navás, 1904), descrita por Auber (1956a), Steffan (1965) y Badano y Pantaleoni (2014), sin ofrecer fotografías de la misma.

Por otra parte, se han estudiado mediante microscopía electrónica (SEM), y por primera vez, las larvas de las especies: *Tricholeon relictus*, *Creoleon lugdunensis* (Villers, 1789), *Creoleon aegyptiacus*, *Macronemurus appendiculatus* (Latreille, 1807), *Distoleon annulatus*, *Neuroleon arenarius* (Navás, 1904), *Neuroleon nemausiensis* (Borkhausen, 1791), *Neuroleon egenus* (Navás, 1915), *Neuroleon ocreatus*, *Solter liber*, *Acanthaclisis occitanica* (Villers, 1789), *Synclisis baetica* (Rambur, 1842), *Myrmeleon gerlindae* Hölzel, 1974 y *Myrmeleon hyalinus* Olivier, 1811; que incluyen el primer estudio de este tipo en los géneros *Tricholeon* Esben-Petersen, 1925, *Creoleon* Tillyard, 1918, *Macronemurus* Costa, 1855, *Acanthaclisis* Navás, 1912 y *Synclisis* Navás, 1919. También se ha empleado esta técnica en las especies *Distoleon tetragrammicus*, *Megistopus flavicornis* (Rossi, 1790), *Gymnocnemia variegata* (Schneider, 1845), *Myrmecaelurus trigrammus* (Pallas, 1771), *Myrmeleon formicarius* Linnaeus, 1767, *Myrmeleon inconspicuus* Rambur, 1842 y *Euroleon nostras* (Geoffroy en Fourcroy, 1785), especies que ya habían sido previamente estudiadas mediante SEM. La comparación y detalle con el que se ha realizado el trabajo utilizando las imágenes de microscopía electrónica nunca antes se había realizado, tan sólo en Cesaroni *et al.* (2010) se comparan algunas setas de la cápsula cefálica entre las especies *Megistopus flavicornis* y *Gymnocnemia variegata*. En el resto de trabajos donde se ha utilizado microscopía electrónica para el estudio de las fases preimaginales de hormigas-león (Eisenbeis y Wichard, 1987; Satar *et al.*, 2006, 2014a, 2014b; Nicoli Aldini, 2007; Lipovsek *et al.*, 2009; Pantaleoni *et al.*, 2010; Devetak *et al.*, 2010a, 2010b, 2013) no se analiza detalladamente el tipo de quetotaxia, ni se realizan análisis comparativos entre especies o géneros.

Tras las descripciones y datos sobre la biología y comportamiento, se dan unas notas sobre algunas novedades en los tiempos de desarrollo del ciclo de las especies.

Finalmente, se detalla la relación de los parasitoides obtenidos a partir de la cría de las fases larvarias. Estos parasitoides emergían después de que las larvas ya hubieran fabricado el capullo.

3.2. Clave de identificación de las larvas de tercer estadio de los géneros de Myrmeleontidae de la Península Ibérica e Islas Baleares.

1. Esternito abdominal IX con *fossoria* (Figs. 1.12-C, 3.1-B) **Palpares**
- Esternito abdominal IX sin *fossoria* (Figs. 1.12-A, 1.12-B) 2
2. Mesotórax con un penacho de setas filiformes largas en la zona medio-dorsal (Figs. 3.2-A, 3.3-C); segmento abdominal IX más largo que ancho, cónico (1.12-B, 3.2-B, 3.3-F); espiráculos mesotorácicos no dispuestos sobre un tubérculo **Tricholeon**
- Mesotórax sin penacho de setas filiformes largas en la zona medio-dorsal; segmento abdominal IX más ancho que largo (Fig. 1.12-B) espiráculos mesotorácicos pueden o no estar dispuestos sobre un tubérculo 3
3. Mesotórax con procesos setíferos pedunculados o subpedunculados (Figs. 1.11-B, 1.11-C) 8
- Mesotórax con procesos setíferos sésiles (Fig. 1.11-A) 4
4. Margen externo de la mandíbula con una franja de largas setas filiformes que llegan al diente apical (Figs. 3.29, 3.30-A, 3.37, 3.38-A, 3.39, 3.40-A, 3.41, 3.42-A, 3.43, 3.44, 3.45-A, 3.46, 3.47, 3.49); algunas de estas setas basales más largas que la anchura de la mandíbula; setas tubulares ausentes 5
- Margen externo de la mandíbula con un pequeño grupo de setas, que no alcanzan el diente apical y que no son más largas a la anchura mandibular (Figs. 3.33, 3.34-A, 3.35); con setas tubulares en el abdomen (Figs. 3.35-D, 3.35-E, 3.36-D, 3.36-F) 7
5. El diente mandibular medio es el más largo, diente medio y apical casi en contacto directo, sin setas entre ellos; segmento abdominal IX con rastrillos muy prominentes (Fig. 3.29, 3.30-A, 3.30-F)..... **Myrmecaelurus**
- El diente mandibular apical es el más largo, dientes medio y apical separados, con al menos 1-2 setas entre ellos; segmento abdominal IX con rastrillos no muy prominentes (Figs. 3.37, 3.39, 3.41, 3.43, 3.44, 3.46, 3.47, 3.49) 6
6. El margen posterior del esternito abdominal VIII presenta setas coniformes robustas intercaladas con algunas setas filiformes estrechas (Figs. 3.37-B, 3.39-B, 3.41-B, 3.43-B, 3.44-B, 3.46-B, 3.47-B, 3.38-F)..... **Myrmeleon**

- El margen posterior del esternito abdominal VIII está cubierto exclusivamente por setas filiformes estrechas (Figs. 3.49-B, 3.50-F) **Euroleon**

7. Margen anterior del labro con un lóbulo redondeado muy pronunciado; mandíbulas ensanchadas en la base; esternitos abdominales VIII y IX con setas excavadoras muy robustas y gruesas, no acabadas en punta (Figs. 3.33, 3.34-A, 3.34-F) **Acanthaclisis**

- Margen anterior del labro sin presentar lóbulo; mandíbulas no ensanchadas en su base; esternitos abdominales VIII y IX con setas excavadoras acabadas en punta (Figs. 3.35, 3.36-A, 3.36-E)..... **Synclisis**

8. Esternito abdominal VIII con procesos odontoides prominentes (Figs. 1.12-B)9

- Esternito abdominal VIII sin procesos odontoides o con procesos odontoides muy reducidos (Fig. 1.12-A)13

9. Superficie dorsal de la cabeza y del pronoto cubiertos con setas y dolichaster escumiformes blanquecinos (Figs. 3.4-A, 3.4-C) **Nemoleon**

- Superficie dorsal de la cabeza y del pronoto cubierto por setas coniformes, truncadas y/o dolichaster (Figs. 3.5, 3.7, 3.8, 3.9-B, 3.10, 3.11-A, 3.11-B, 3.12, 3.14-A, 3.14-B, 3.15, 3.16-B, 3.17, 3.18-A, 3.19, 3.20-A, 3.21, 3.22-A, 3.23, 3.24-A, 3.25, 3.26-A, 3.26-B, 3.27, 3.28-A, 3.31, 3.32-B)10

10. Mandíbulas robustas y anchas; dientes mandibulares basal y medio más cercanos entre ellos que al diente apical (Figs. 3.5, 3.6-A, 3.7, 3.8, 3.9-A) **Creoleon**

- Mandíbulas delgadas, dientes mandibulares equidistantes (Figs. XX)11

11. Pronoto presenta cuatro series paralelas de setas coniformes (Figs. 3.10-A, 3.11-C, 3.11-D)..... **Macronemurus**

- Pronoto sin cuatro series paralelas de setas coniformes12

12. Las setas excavadoras de los rastrillos del segmento abdominal IX son de tamaño similar (Figs. 3.12-B, 3.13-I, 3.14-F, 3.15-B, 3.16-F)..... **Distoleon**

- Las setas excavadoras de los rastrillos del segmento abdominal IX presentan el par más externo con el doble de longitud que las setas del par interno (Figs. 3.17-B, 3.18-F, 3.19-B, 3.20-F, 3.21-B, 3.22-F, 3.23-B, 3.24-F) **Neuroleon**

13. Diente mandibular medio mucho más cercano al diente apical, diente medio es el más grande; distancia entre base mandibular y diente basal similar a la distancia entre el diente basal y el diente apical (Figs. 3.31-A, 3.31-B, 3.32-A) **Solter**

- Diente medio nunca es el más grande; distancia entre los dientes similar (Figs. 3.25-A, 3.25-B, 3.27-A, 3.27-B).....14

14. Distancia entre la base mandibular y el diente basal mayor que la distancia entre el diente basal y el diente apical; dientes medio y apical del mismo tamaño; rastrillos del segmento abdominal IX con las setas excavadoras internas de longitud mayor que la mitad de la longitud del resto de setas (Figs. 3.27, 3.28-F)**Gymnocnemis**

- Distancia entre la base mandibular y el diente basal mayor que la distancia entre el diente basal y el diente apical; diente apical más largo que el diente medio; rastrillos del segmento abdominal IX con las setas excavadoras internas de longitud menor a un tercio de la longitud del resto de setas (Figs. 3.25, 3.26-F)**Megistopus**

3.3. Descripciones, datos de biología y comportamiento.

Tribu Palparini Navás, 1912.

Las larvas de muy pocas especies son conocidas, y menos aún están adecuadamente descritas, haciendo difícil comparar los caracteres larvarios de sus géneros (Mansell, 1999, 2004; Stange, 2004; Badano y Pantaleoni, 2014).

Diagnosis de los estadios larvarios del género del género *Palpares* Rambur, 1842.

Mandíbulas fuertes, equipadas con al menos tres pares de dientes; espiráculos mesotorácicos nacen en un pequeño tubérculo; procesos setíferos torácicos prominentes, primer par de procesos setíferos mesotorácicos provistos con un mechón de setas dirigidas hacia delante; esternito abdominal VIII equipado con grandes procesos odontoides; esternito abdominal IX con *fossoria* (sólo estadios dos y tres). Estas últimas estructuras son un carácter exclusivo de los terceros estadios larvarios, ya que el primer estadio larvario de *Palpares* muestra diferencias significativas con respecto al resto de estadios: los procesos odontoides del esternito abdominal VIII son notablemente más pequeños y el esternito abdominal IX está equipado con rastrillos que portan cuatro setas excavadoras cada uno. Aun así, la larva de primer estadio de *Palpares* es igualmente inconfundible respecto al resto de hormigas-león debido a la combinación de tubérculos oculares prominentes, a que el diente mandibular medio es el más grande y a la presencia de procesos setíferos pedunculados torácicos, además de su tamaño.

***Palpares libelluloides* (Linnaeus, 1764).**

Esta especie ha sido descrita e ilustrada por Brauer (1854), Hagen (1873), Redtenbacher (1884), y Badano y Pantaleoni (2014). Otras descripciones están basadas en ejemplares antiguos con los que se habían realizado los primeros estudios de la especie (Steffan 1975; Gepp y Hölzel 1989; Gepp 2010; Krivokhatsky 2011).

Se ha estudiado un solo ejemplar perteneciente a la colección de R. A. Pantaleoni, en el Istituto per lo Studio degli Ecosistemi (ISE) del CNR (ISE-CNR, Li Punti, Sassari). Este ejemplar fue recolectado en Cerdeña (Italia).

Descripción (Fig. 3.1).

Coloración general marrón con manchas más oscuras no muy contrastadas, ventralmente muy pálido, blanquecino; setas del cuerpo negras (Fig. 3.1).

Cápsula cefálica marrón, zonas laterales con grandes marcas oscuras, algunos puntos marrones aislados se encuentran en la inserción de las setas (Fig. 3.1).

La cabeza tiene forma cuadrada (Fig. 3.1). Es tan larga como ancha. La zona dorsal de la está cubierta de pálidos dolichaster. Poseen grandes tubérculos oculares. El margen del labro muestra una incisión media pronunciada. La superficie cefálica dorsal posee una cresta, que comienza en el profundo foso tentorial y termina lateralmente con un par de tubérculos (Fig. 3.1-C).

Las mandíbulas son negras, robustas. Son tan largas como la cápsula cefálica. Presentan tres dientes. El diente medio es más grande que el resto de dientes. Los dientes medio y apical están más cercanos entre sí que los dientes basal y medio (Fig. 3.1). Setas mandibulares interdentes: (~5)(3–4)(0)(0) (Figs. 3.1). Aparece una serie de setas robustas distribuidas en el margen externo de las mandíbulas (Fig. 3.1).

En el tórax, el pronoto presenta cuatro series de robustas setas paralelas en la parte dorsal. Los espiráculos mesotorácicos son pálidos, y nacen en un pequeño tubérculo rodeados por setas filiformes negras. En el primer par de procesos setíferos torácicos aparece un mechón de setas negras en su base orientadas hacia delante (Fig. 3.1).

Las patas son pálidas (Fig. 3.1).

En el abdomen, los espiráculos respiratorios son grandes y negros (Fig. 3.1). El esternito abdominal VIII presenta grandes procesos odontoides. En el esternito IX poseen *fossoria* (Figs. 1.12-C, 3.1).

Biología: *P. libelluloides* está asociado con ambientes abiertos y cálidos pero no excesivamente áridos como pastizales, matorrales, prados y claros. Las larvas viven en suelos de los biotopos frecuentados por los adultos, enterradas en restos vegetales y gravilla entre raíces y piedras. Esta especie parece preferir un sustrato grueso y está normalmente ausente de lugares con presencia de arena fina, como dunas costeras.

Comportamiento: depredadores al acecho. Estas larvas son capaces de moverse hacia delante y hacia atrás.

A pesar de la amplia distribución y la llamativa apariencia de esta especie, las descripciones originales y las citas de su larva son bastante escasas. La larva fue descrita e ilustrada por primera vez por Brauer (1854) y más tarde por Hagen (1873) y Redtenbacher (1884). Las siguientes descripciones están mayoritariamente basadas en estas antiguas citas (Steffan 1975; Gepp y Hölzel 1989; Gepp 2010; Krivokhatsky 2011), siendo la descripción más reciente la aportada por Badano y Pantaleoni (2014). En el pasado, la larva de esta especie fue frecuentemente confundida con las igualmente inconfundibles larvas de la tribu Acanthaclisini debido únicamente a sus grandes dimensiones.

La larva del otro congénere ibérico no es conocida adecuadamente, ya que las descripciones antiguas existentes son dudosas o erróneas y no aportan una descripción detallada ni ilustraciones (Hagen 1873; McLachlan 1873).

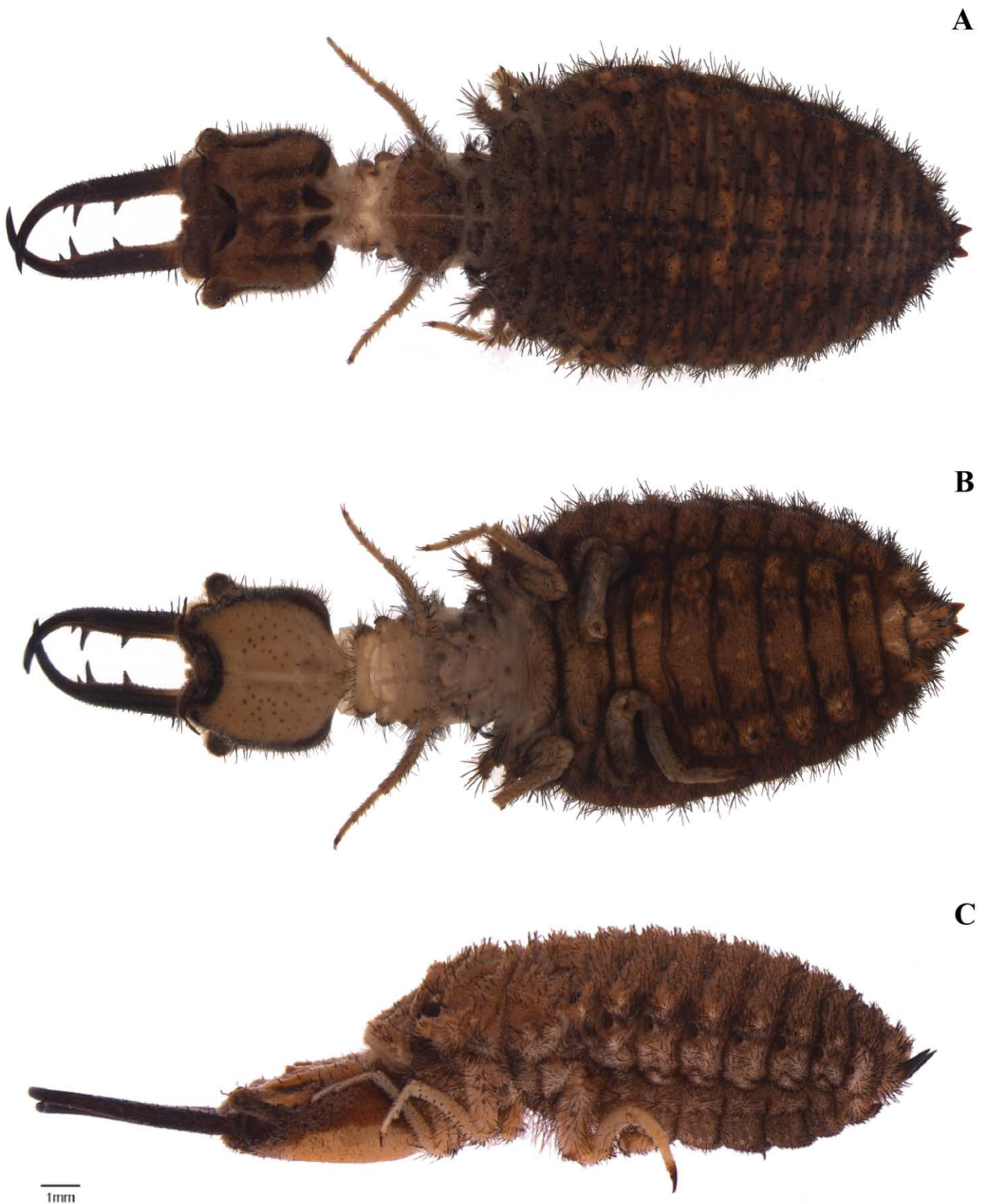


Figura 3.1. *Palpares libelluloides* (Linnaeus, 1764), tercer estadio larvario. A: vista dorsal; B: vista ventral; C: vista lateral.

Tribu Dendroleontini Banks, 1899.

Tribu pobremente conocida en sus estadios inmaduros, pocos géneros están suficientemente bien descritos. Los miembros de este grupo parecen presentar especializaciones peculiares.

Diagnosis de los estadios larvarios del género *Tricholeon* Esben-Petersen, 1925.

Cabeza con prominentes aunque pequeños tubérculos oculares; mandíbulas ligeramente curvadas hacia arriba, provistas de tres dientes equidistantes y grandes, donde el diente apical es el más largo, con pseudo-dientes y dolichaster intercalados entre los dientes; los palpos labiales presentan cuatro segmentos articulados, con los segmentos 2-4 alargados y claramente más largos que el grosor de la mandíbula; dolichaster con marcada denticulación en toda la zona dorsal del cuerpo; espiráculos mesotorácicos sésiles; pronoto con setas coniformes con ornamentación extremadamente marcada y dolichaster dispersos; mesonoto con un penacho de setas filiformes, mesotórax equipado con procesos setíferos pedunculados; metatórax con procesos setíferos subpedunculados; esternito abdominal VIII sin procesos odontoides; esternito abdominal IX en forma más o menos triangular, más largo que ancho, y sin presentar rastrillos.

***Tricholeon relictus* Hölzel y Monserrat, 2002.**

Descrita por primera vez durante el desarrollo de esta Tesis en Acevedo *et al.*, (2014). Primera vez que se estudia mediante técnicas de microscopía electrónica.

Como es típico en las larvas de esta familia, no existen diferencias morfológicas notables entre el primer y los últimos estadios larvarios excluyendo el tamaño, por tanto los caracteres diagnósticos son siempre evidentes. Sin embargo, el primer estadio de esta especie está cubierto con setas mucho más dispersas, y la cutícula del cuerpo es marcadamente hialina.

Material estudiado.

España. Granada: La Herradura, Punta de la Mona, 11.IX.2011, numerosas larvas neonatas nacen de una hembra recolectada 24.VIII.2011, mueren en VIII.2012.; 8.VII.2013, 2 larvas de tercer estadio, 2 larvas de 2º estadio; 19.IX.2013, 5 larvas neonatas nacen de una hembra recolectada en VIII.2013; 25.IX.2015, 1 larva de 2º estadio.

Descripción (Figs. 3.2, 3.3).

Larva de tamaño medio entre las hormigas-león. Tamaño: longitud del cuerpo 10.60 mm; longitud cápsula cefálica 2.09 mm (2.02–2.15), anchura cápsula cefálica 1.90 mm (1.82–1.95), longitud mandibular 1.95 mm (1.85–2.15), anchura cápsula cefálica / longitud cápsula cefálica 0.84, longitud mandibular / longitud cápsula cefálica 0.73.

Coloración general muy pálida, blanquecina; setas en la zona dorsal del cuerpo y en los procesos setíferos negras, mientras que las setas de las zonas lateral y ventral son principalmente marrón pálido (Fig. 3.2).

Cápsula cefálica con la parte dorsal ocre pálido con un área oscura cerca de la base mandibular, con pequeñas marcas medianas en el clípeo-labro, y después de las suturas frontales; un par de pequeñas marcas adicionales también en el área occipital. Parte ventral de la cabeza sin marcas (Figs. 1.7-A, 3.2).

La cabeza presenta forma sub-rectangular, más larga que ancha (Figs. 1.7-A, 3.2). La zona dorsal está cubierta de dolichaster (Figs. 1.7-A, 3.3-A, 3.3-B), más pálidos en las proximidades de las piezas bucales, de tamaños variables (los más grandes aproximadamente de longitud mayor a cinco veces su diámetro, los más pequeños de menor longitud que dos veces su diámetro) (Fig. 3.2). La superficie de estos dolichaster presenta una ornamentación que consiste en líneas longitudinales con denticulación extremadamente marcada en toda la superficie, con los dentículos muy puntiagudos (Fig. 3.3-B). También en la zona dorsal hay setas plumosas finas, no demasiado largas ni ramificadas (Fig. 3.-A, 3.3-B). En la zona ventral, aparecen dolichaster finos y alargados (longitud mayor a cinco veces su diámetro), y setas filiformes finas y cortas de color claro. Ambos tipos de setas presentan su superficie ornamentada con líneas longitudinales y denticulación más débil que los dolichaster dorsales, aunque los dentículos son agudos, y están intercaladas con pequeñas setas plumosas. El margen anterior del labro muestra una pequeña incisión en el medio (Fig. 3.2, 3.3-B); en esta zona crecen dolichaster largos, con la misma ornamentación a los que se encuentran en la superficie dorsal. Antenas muy largas y finas, compuestas por al menos 14 flagelómeros (Fig. 4.2-E). Tubérculos oculares negros (Fig. 3.2), en ellos (además de los siete estemas) aparecen setas truncadas largas y gruesas con ornamentación acusada de líneas longitudinales y denticulación fuerte, los dentículos puntiagudos.

Las mandíbulas son de color marrón-rojizo oscuro (Fig. 3.2). Están ligeramente curvadas hacia arriba, y son similares en longitud a la cápsula cefálica. Están equipadas con tres pares de dientes comparativamente grandes y equidistantes, donde el diente apical es el más largo (Fig. 3.2). Presentan dos o tres pseudo-dientes intercalados con al menos cuatro dolichaster entre la base mandibular y el diente basal, todos ellos con superficie ornamentada con líneas longitudinales y fuertes dentículos con puntas agudas; cero a dos dolichaster entre diente basal y diente medio muy ornamentadas con fuerte denticulación; sin setas entre los dientes medio y apical (Fig. 3.2). El margen externo de la mandíbula muestra un grupo de setas truncadas no muy largas y robustas en la base, también con el mismo patrón de ornamentación que los dolichaster del margen mandibular interno. En la zona lateral la inserción mandibular existe un conjunto de dolichaster agrupados, muy robustos y largos (más de cinco veces en longitud su diámetro), con superficie ornamentada de forma similar a los dolichaster de la zona dorsal. Los palpos labiales son más largos que la base mandibular. El cuarto palpómero es claramente más largo que los palpómeros segundo y tercero juntos (Fig. 4.2-E). El palpómero basal está cubierto por largos dolichaster (con longitud mayor a cinco veces su diámetro) marrones y setas plumosas similares a las del resto de la zona dorsal de la cápsula cefálica. Estos dolichaster son más largos en la parte superior de este segmento basal, y muestran fuerte ornamentación con dentículos muy puntiagudos. Los palpómeros segundo y tercero con dos dolichaster alargados (con longitud mayor a cinco veces su diámetro) del mismo de ornamentación que los dolichaster del palpómero basal.

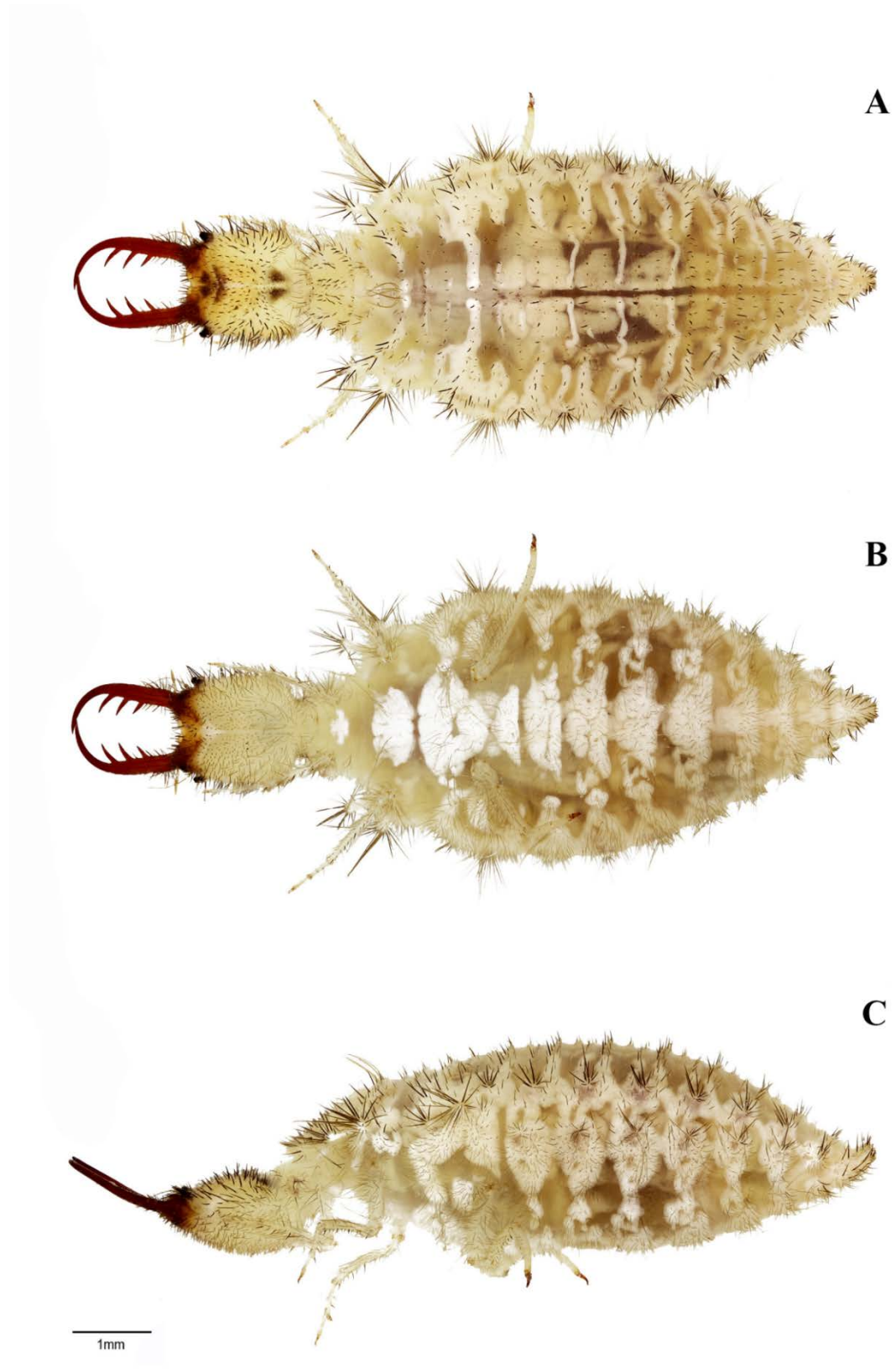


Figura 3.2. *Tricholeon relictus* Hölzel y Monserrat, 2002, tercer estadio larvario. A: vista dorsal; B: vista ventral; C: vista lateral (según Acevedo *et al.*, 2014).

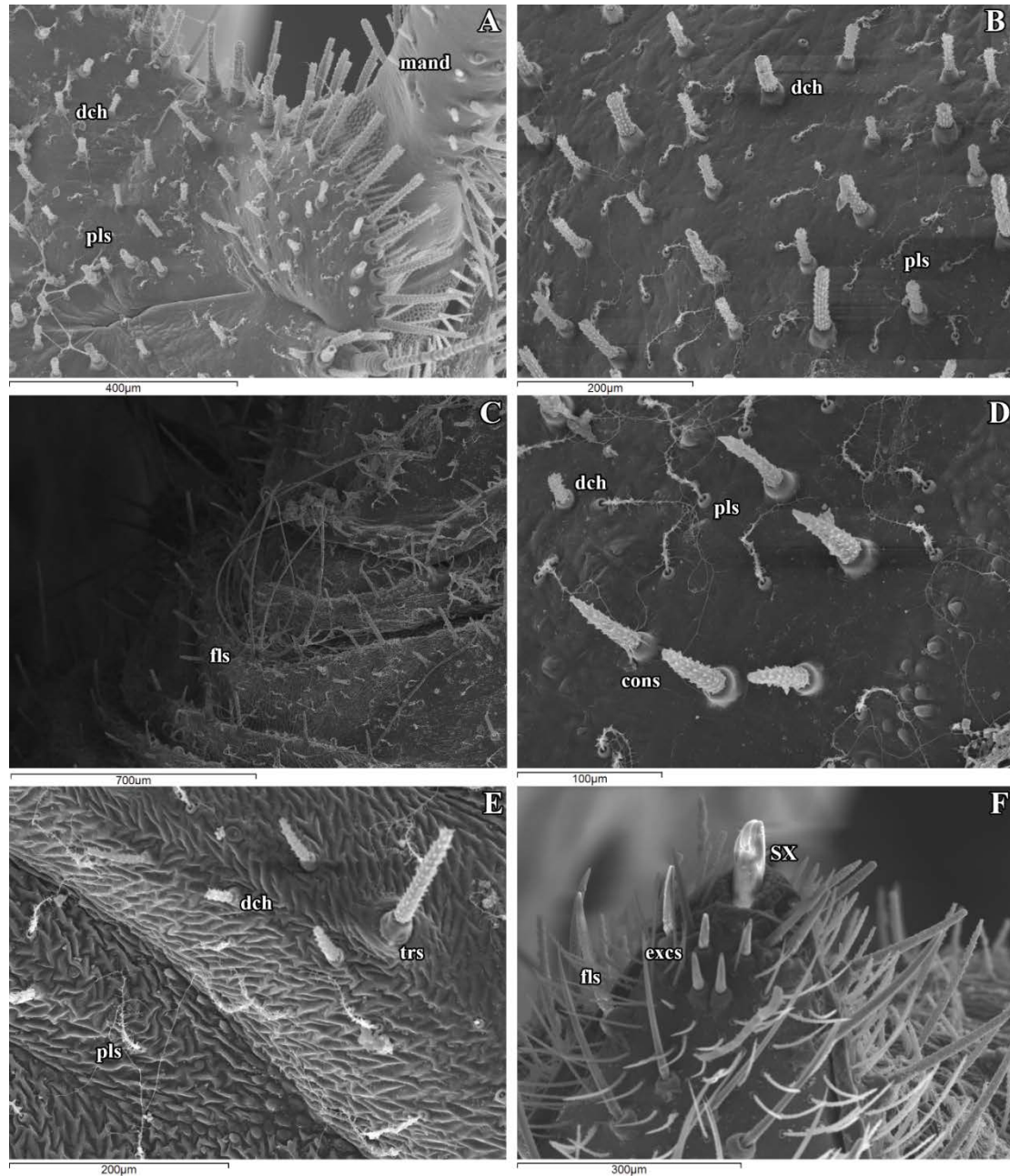


Figura 3.3. Imágenes en SEM del tercer estadio larvario de *Tricholeon relictus* Hölzel y Monserrat, 2002. A: detalle de la región anterior dorsal de la cabeza, clípeo-labro y base de la mandíbula, vista dorsal; B: detalle de las setas de la zona media de la cabeza, vista dorsal; C: región torácica donde se observa el penacho de setas del mesanoto, vista latero-dorsal; D: detalle de las setas del pronoto, vista dorsal; E: detalle de las setas de la región dorsal del abdomen, vista dorsal; F: extremo abdominal, donde se observan los segmento IX y X, vista ventral. Abreviaturas: cons: setas coniformes; dch: dolichasters; excs: setas excavadoras; fls: setas filiformes; mand: mandíbula; pls: setas plumosas; SX: segmento abdominal X; trs: setas truncadas.

En el tórax, el pronoto está cubierto de setas coniformes marrón pálido dispersas y robustas acabadas en punta, extremadamente ornamentadas con líneas longitudinales y denticulos grandes. También hay algunos dolichaster dispersos de la misma ornamentación a los cefálicos; y setas plumosas cortas, finas y no muy ramificadas (Figs. 3.3-C, 3.3-D). El resto de la superficie dorsal del tórax muestra la misma quetotaxia, añadiendo hacia los laterales setas filiformes largas y finas. El mesonoto presenta un penacho de setas filiformes marrón pálido que sobresale mucho en vista lateral (Figs. 3.2, 3.3-C-E): en ejemplares vivos es utilizado para retener granos de arena. Las setas de este penacho son muy alargadas, no excesivamente gruesas y no acabadas en punta, ornamentadas con líneas longitudinales y denticulación no muy acusada. Los espiráculos mesotorácicos no nacen en tubérculos (Fig. 3.2). Los procesos setíferos mesotorácicos son pedunculados, y los del primer par son particularmente alargados (Fig. 3.2). El metatórax posee procesos setíferos subpedunculados (Fig. 3.2). Las setas filiformes en estos procesos setíferos no son muy gruesas, y presentan ornamentación no tan acusada como las de la zona dorsal; son las más alargadas de todo el cuerpo, junto con las del penacho de setas del mesonoto.

Las patas son de coloración pálida, cubiertas con setas filiformes negras, cortas y robustas en la superficie ventral (Fig. 3.2). Estas setas no están muy ornamentadas.

En el abdomen, en la zona dorsal se encuentran setas truncadas robustas y algunos dolichaster (Fig. 3.3E). Ambos tipos con superficies ornamentadas de forma muy acusada del mismo modo que las de toda la zona dorsal del cuerpo de la larva. También aparecen setas coniformes cortas, que acaban en punta y con la misma ornamentación que las truncadas y los dolichaster; setas plumosas, no muy largas ni ramificadas (Fig. 3.3-E); y setas filiformes hacia los laterales, cortas y finas. Estas últimas con ornamentación de líneas longitudinales y denticulos no tan agudos como en las dorsales, mucho más largas hacia los procesos setíferos. Estas setas filiformes de los procesos setíferos son negras y robustas, aunque están intercaladas con otras más finas y marrones (Fig. 3.2). Parte ventral del abdomen cubierto con setas filiformes, de color marrón (Fig. 3.2), de diferente tamaño y longitud, con el mismo tipo de ornamentación que las setas filiformes de la zona dorsal pero con los denticulos menos marcados. Aparecen intercaladas con setas plumosas cortas y poco ramificadas. Los procesos setíferos abdominales son sésiles (Fig. 3.2). Los espiráculos abdominales son muy pequeños, no prominentes (Fig. 3.3-E). Esternito abdominal VIII sin procesos odontoides (Figs. 1.12-A, 3.2). Esternito abdominal IX más largo que ancho, cónico, cubierto con largas setas filiformes largas intercaladas con setas más cortas, de grosor variable. Todas estas setas con el mismo tipo de ornamentación en su superficie que las del resto del cuerpo aunque poco marcada, especialmente en las más alargadas que muestran menor denticulación. Aparecen algunas setas excavadoras justo antes del extremo abdominal, acabadas en punta con superficie sin ornamentación (Figs. 1.12-A, 3.2, 3.3-F).

Biología: las larvas estudiadas de esta especie fueron recolectadas en el espacio donde se asientan los cimientos de una casa en la localidad tipo de la especie, en una situación peculiar que recuerda a una cueva, debido a que ese habitáculo cerrado comunicaba con el exterior solamente por pequeñas aberturas de aproximadamente un metro de diámetro. Esto creaba un microhábitat oscuro, templado y húmedo caracterizado por condiciones constantes (Montserrat 2010; Monserrat y Acevedo 2011). A pesar del obvio origen artificial de este lugar, existe notable semejanza con

las cuevas kársticas de la zona circundante en su sustrato geológico y las características generales. Los cimientos hospedan una fauna rica de artrópodos sinantrópicos, mayoritariamente de características troglobias, en los que algunos representan presas potenciales para la larva de *Tricholeon* como Isopoda: Oniscoidea, Collembola: Arthropleona, Zygentoma: Lepismatidae, Psocoptera, Coleoptera: Lathridiidae y Tenebrionidae (fases larvarias), Lepidoptera: Tineidae, e Hymenoptera: Formicidae, mientras que Diplopoda son presas improbables debido a su fuerte cutícula; también fueron observados varios depredadores cohabitando el lugar como Chilopoda: Scutigerae, Araneae: Dysderidae y Scythodidae, Opiliones, Coleoptera: Carabidae, Hymenoptera: Vespidae (Monserrat y Acevedo 2011). La presencia de *T. relictus* en este lugar, aparentemente sorprendente, no es ocasional ni accidental, ya que fueron descubiertos también 21 capullos vacíos derivados de otras tantas larvas desarrolladas en este antrópico medio (Acevedo *et al.*, 2014). A pesar de la metódica investigación de campo, las larvas aún no han sido detectados en las cuevas naturales de la zona, como se sugiere que debe ocurrir potencialmente por la ecología de los sus congéneres africanos.

Tricholeon relictus es la única especie representante del género en la Península Ibérica, existiendo otras dos especies congéneres en el sur de África. Los hábitos troglobios o cavernícolas de las larvas de *T. relictus* probablemente contribuyeron no sólo a que sobrevivieran durante los eventos climáticos adversos del pasado, sino también a colonizar nuevos hábitats creados por la actividad antrópica del presente (Acevedo *et al.*, 2014).

Comportamiento: las larvas de *T. relictus* son depredadores que esperan al acecho como los otros miembros de su tribu. La larva normalmente permanece quieta donde la capa de arena o polvo del suelo es fina, permitiéndola anclarse al sustrato y camuflarse cubriéndose el cuerpo con partículas del suelo. Generalmente no se entierran completamente: las mandíbulas, la cabeza y el pronoto suelen estar expuestos. Normalmente se mueven muy poco, pudiendo llegar a permanecer inmóviles por largos períodos de tiempo en condiciones de laboratorio, y son capaces de fingir su muerte muchos minutos si son molestadas. Aun así, son escaladores muy ágiles.

Tamaño de los capullos: los capullos que realiza esta especie tienen un diámetro con una media de 10, 1 mm.

Tribu Nemoleontini Banks, 1911.

Las larvas de solo un pequeño grupo de géneros están exhaustivamente descritas y los caracteres diagnósticos en numerosos de ellos no están bien definidos, debido a la considerable variación observada dentro de la tribu. Las larvas de algunos géneros no paleárticos difieren considerablemente en el desarrollo de los procesos setíferos y, en algunos casos, en la reducción en el número de dientes mandibulares (Miller y Stange 1985; Stange 2004; Badano y Pantaleoni 2014).

Diagnosis de los estadios larvarios del género del género *Nemoleon* Navás, 1909. (Basada en el estudio de Badano y Pantaleoni (2014) de una única especie: *N. notatus*).

Mandíbulas ligeramente curvadas hacia arriba, robustas, equipadas con tres dientes; cabeza y pronoto cubierto por setas y dolichaster blancos escumiformes; pronoto dorsalmente cubierto por dolichaster blancos escumiformes; espiráculos mesotorácicos en forma de cono, nacen en tubérculo; mesotórax con un par de procesos setíferos anteriores pedunculados cortos, los del par posterior subpedunculados; esternito VIII con procesos odontoides, esternito IX equipado con rastrillos portando cada uno cuatro setas excavadoras en las que la más interna es más corta que las otras.

N. notatus es el único miembro del género cuya larva es conocida.

***Nemoleon notatus* (Rambur, 1842).**

La larva de esta especie fue descrita por Badano y Pantaleoni (2014). La descripción aquí dada está basada en la información extraída de ese estudio.

Descripción (Fig. 3.4).

Tamaño: longitud del cuerpo 8.50 mm; longitud cápsula cefálica 2.05 mm, anchura cápsula cefálica 1.85 mm, longitud mandibular 1.66 mm (1.76–2.05), anchura cápsula cefálica / longitud cápsula cefálica 0.90, longitud mandibular / longitud cápsula cefálica 0.81.

Coloración general marrón oscuro, punteado con pequeñas marcas más pálidas y una raya media marrón brillante recorriendo la parte dorsal, zona ventral más pálida, moteado con marrón oscuro; setas del cuerpo principalmente negras, intercaladas con algunas blancas más pequeñas (Fig. 3.4).

Cápsula cefálica marrón oscuro con áreas más oscuras en los lados, parte ventral marrón oscuro con un par de marcas más oscuras en la base de las mandíbulas (Fig. 3.4).

La cabeza es ligeramente más larga que ancha. La zona dorsal está cubierta por setas y dolichaster escumiformes blanquecinos. El margen anterior del labro se encuentra cubierto de dolichaster blancos. Las antenas son negras (Fig. 3.4).

Las mandíbulas muestran una coloración marrón oscuro, con el margen interno más pálido. Están ligeramente curvadas hacia arriba; son robustas, más cortas que la cápsula cefálica (Fig. 3.4). Setas mandibulares interdental blancuzcas: (3-4)(1)(1)(0) (Fig. 3.4). Existen escasas setas negras dispuestas en el margen externo de la mandíbula. Palpos labiales cubiertos por dolichaster blancos.

En el tórax, el pronoto está cubierto por setas y dolichaster escumiformes blancos. El primer par de procesos setíferos mesotorácicos es blanco (Fig. 3.4).

Las patas son pálidas (Fig. 3.4).

En el abdomen, los espiráculos abdominales están ligeramente elevados. El esternito abdominal IX está equipado con un par de setas robustas. Presenta rastrillos prominentes, portando cada uno cuatro setas excavadoras en las que la más interna es la más corta (Fig. 3.4).

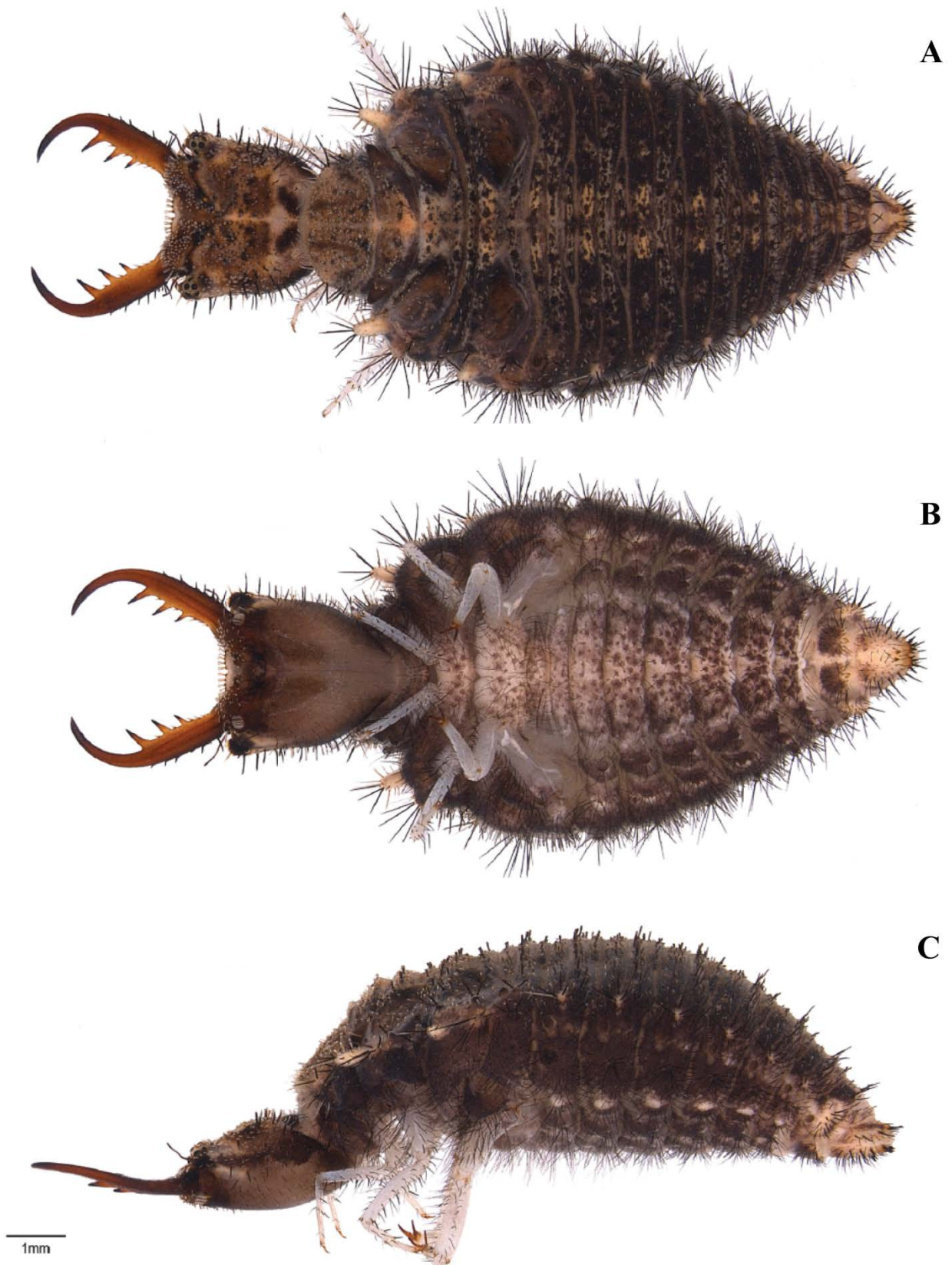


Figura 3.4. *Nemoleon notatus* (Rambur, 1842), tercer estadio larvario. A: vista dorsal; B: vista ventral; C: vista lateral (según Badano y Pantaleoni, 2014).

Principalmente, la larva de *N. notatus* es fácilmente reconocible y diferenciable del resto de miembros europeos conocidos de la tribu gracias a su peculiar quetotaxia de la cabeza y el pronoto.

Diagnosis de los estadios larvarios del género *Creoleon* Tillyard, 1918.

Mandíbulas cortas y fuertes, con tres dientes en los que la distancia entre el basal y el medio es menor que entre los dientes medio y apical; cabeza con dolichaster y setas truncadas; el tórax y abdomen cubierto de setas truncadas esparcidas y dolichaster pequeños; los espiráculos mesotorácicos crecen en un pequeño tubérculo; el primer par de procesos setíferos mesotorácicos es sub-pedunculado y el segundo par sésil; el esternito VIII está provisto de procesos odontoides; el segmento abdominal IX está equipado con un grupo anterior de setas excavadoras acabadas en punta en la zona ventral, y dos rastrillos con cuatro setas excavadoras también puntiagudas.

***Creoleon lugdunensis* (Villers, 1789).**

Los estadios preimaginales de esta especie y su ecología fueron descritos comparativamente con otros taxones europeos por Steffan (1965; 1975) y Badano y Pantaleoni (2014). Primera vez que se estudia mediante técnicas de microscopía electrónica.

Material estudiado.

España. Cádiz: Bolonia, 21.VI.2012, 1 larva de tercer estadio; Los Alcornocales, 7.IV.2015, 1 larva de tercer estadio. Granada: Cádiz: numerosas larvas neonatas nacen 27.VI.2011, mueren en IX.2011. Madrid: Escorial, La Herrería, 14.6.2011, 1 larva de tercer estadio. Murcia: Calblanque, 18.7.2011, 2 larvas de tercer estadio (1 larva criada hasta imago); Molino de Javanas, 23.VII.1979, numerosas larvas neonatas, J. Presa leg.

Descripción (Figs. 3.5, 3.6).

Tamaño: longitud del cuerpo 11.20 mm; longitud cápsula cefálica 2.70 mm (2.52–2.88), anchura cápsula cefálica 2.3 mm (2.20–2.41), longitud mandibular 2.32 mm (2.16–2.62), anchura cápsula cefálica / longitud cápsula cefálica 0.86, longitud mandibular / longitud cápsula cefálica 0.85.

Coloración general marrón con manchas más oscuras, ventralmente más pálido con marcas oscuras; setas negras (Fig. 3.5).

Cápsula cefálica marrón con áreas oscuras a lo largo de los lados, ventralmente con áreas más oscuras en la mitad de su longitud (Fig. 3.5).

La cabeza es comparativamente grande, más larga que ancha (Fig. 3.5). La zona dorsal de la cápsula cefálica está cubierta de setas truncadas alargadas y de grosor variable, intercaladas con pocas setas filiformes y setas coniformes más cortas, y dolichaster pequeños (dos a tres veces su diámetro en longitud). La ornamentación de la superficie de todas ellas no es muy acusada, presenta líneas longitudinales marcadas y pequeños dentículos acabados más o menos en punta. También existen algunas setas plumosas cortas, finas y poco ramificadas. La zona ventral presenta setas filiformes

más finas con la ornamentación de su superficie menos marcada, observándose también dolichaster pequeños (dos a tres veces su diámetro de longitud), y el mismo tipo de setas plumosas intercaladas (Figs. 3.6-A, 3.6-B). El margen anterior del labro está equipado con dos protuberancias no muy pronunciadas (Fig. 3.5); y muestra setas truncadas robustas y largas, y algunos dolichaster grandes (más de cinco veces su diámetro en longitud), ornamentados con líneas longitudinales muy numerosas y numerosos dentículos agudos pequeños (Figs. 3.5, 3.6-A, 3.6-B). Las antenas son oscuras, muy delgadas, más largas que el tubérculo ocular (Fig. 3.5). Los tubérculos oculares son prominentes, pero comparativamente pequeños (Figs. 3.5, 3.6-A). Entre los estemas existen pocas setas coniformes y filiformes gruesas, de ornamentación muy débil, con líneas longitudinales y pequeños dentículos apenas perceptibles. Estas setas son ligeramente más estrechas hacia el ápice aunque no demasiado puntiagudas.

Las mandíbulas son de coloración marrón oscuro, con el ápice negruzco (Fig. 3.5). Son más pequeñas que la cápsula cefálica, y muy robustas, equipadas con tres pares de dientes (Fig. 3.5, 3.6-A). El diente basal está más cerca del diente medio (a veces sólo ligeramente), y es más o menos la mitad de tamaño que este (Figs. 3.5, 3.6-A). El diente apical es el más grande. Setas coniformes mandibulares interdentes: (~4)(0-1)(1)(0) (Fig. 3.5, 3.6-A), presentando una ornamentación con denticulación débil, y más robustas las situadas entre dientes que entre base mandibular y diente basal (Figs. 3.5, 3.6-A). Aparecen setas filiformes y setas coniformes pequeñas dispuestas en el margen externo de la mandíbula, sin apenas ornamentación, más largas y numerosas en la zona basal, y llegando aisladamente a la altura del diente apical (Figs. 3.5, 3.6-A, 3.6-B). Existe en la zona lateral la inserción mandibular un conjunto de dolichaster agrupados, muy robustos y largos (más de cinco veces en longitud su diámetro), con superficie ornamentada de forma suave, con numerosas líneas longitudinales marcadas y pequeños dentículos (Fig. 3.6-B). Los palpos labiales son marrones (Fig. 3.5). Los palpómeros segundo al cuarto son más o menos igual de largos que la base mandibular, siendo el cuarto algo más largo que el segundo (Figs. 3.6-A, 3.6-B). Hay setas filiformes de diversos tamaños en el palpómero basal, no muy abundantes, intercaladas con algunos dolichaster cortos (dos-tres veces su diámetro en longitud) como los de la región cefálica ventral. En la zona superior de este segmento basal aparecen otros dolichaster más largos (más de cinco veces su diámetro en longitud) igualmente ornamentados a los del margen del clípeo-labro. Se observan una o dos setas filiformes en el segundo palpómero y una seta en el tercer segmento del palpo labial, todas ellas ligeramente acabadas en punta con ornamentación de líneas longitudinales muy poco marcadas y débil denticulación apenas perceptible (Figs. 3.6-A, 3.6-B).

El tórax está dorsalmente cubierto de pequeñas setas coniformes robustas esparcidas, con ornamentación no muy acusada de líneas longitudinales y dentículos no muy continuos, siendo los dentículos puntiagudos (Figs. 3.5, 3.6-C). También aparecen pequeños dolichaster (dos a tres veces su diámetro de longitud); y setas plumosas bastante largas, finas y poco ramificadas intercaladas (Fig. 3.6-C). Hacia los laterales existen setas filiformes, de ornamentación muy débil, siendo de mayor longitud las de los procesos setíferos (Fig. 3.5). Los procesos setíferos mesotorácicos son subpedunculados (Figs. 3.5, 3.6-A). Los espiráculos mesotorácicos nacen en un pequeño tubérculo (Fig. 3.5).

Las patas son de coloración pálida (Fig. 3.5). Presentan pocas setas filiformes largas y estrechas.



Figura 3.5. *Creoleon lugdunensis* (Villers, 1789), tercer estadio larvario. A: vista dorsal; B: vista ventral; C: vista lateral.

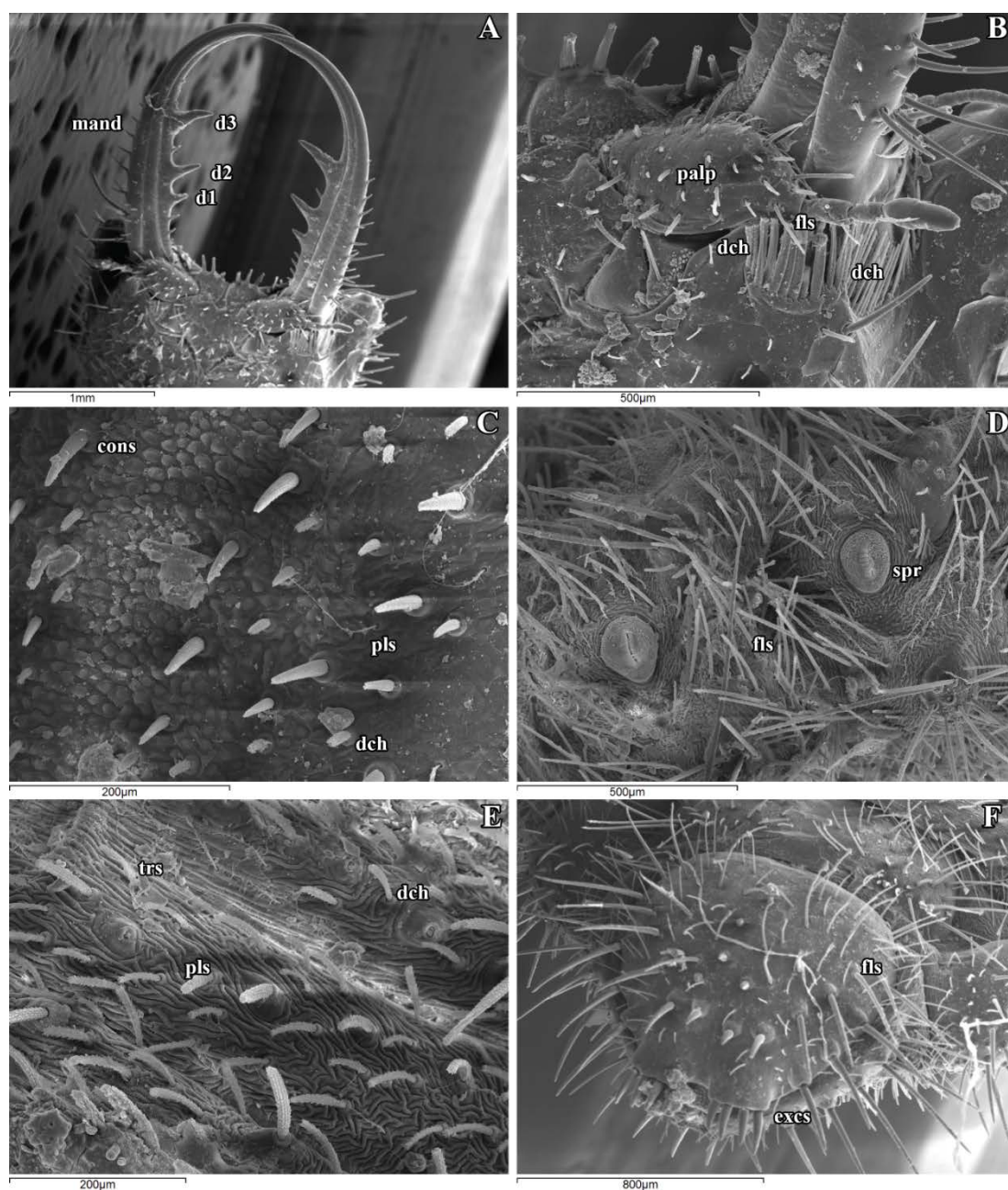


Figura 3.6. Imágenes en SEM del tercer estadio larvario de *Creoleon lugdunensis* (Villers, 1789). A: zona anterior de la cabeza, mandíbulas y maxilas en vista ventral; B: palpo labial, y zona de inserción de la mandíbula y la maxila, vista latero-ventral; C: detalle de las setas del pronoto, vista dorsal; D: detalle del lateral del abdomen, con los espiráculos respiratorios, vista lateral; E: setas de la zona dorsal del abdomen, vista dorsal; F: extremo abdominal, vista ventral. Abreviaturas: cons: setas coniformes; d1, d2, d3: dientes; dch: dolichasters; excs: setas excavadoras; fls: setas filiformes; mand: mandíbula; max: maxila; palp: palpo labial; pls: setas plumosas; spr: espiráculo respiratorio; trs: setas truncadas.

En el abdomen, la superficie dorsal presenta setas truncadas, de grosor y longitud variables, y algunos dolichaster cortos (unas tres veces su diámetro en longitud); todas estas setas con ornamentación muy fuerte de líneas longitudinales numerosas y grandes dentículos puntiagudos (Figs. 3.5, 3.6-E). También muestran setas plumosas cortas, finas y con poca ramificación (Figs. 3.5, 3.6-E). Zona ventral con setas filiformes con ornamentación apenas perceptible, intercaladas con algunas setas plumosas finas y poco ramificadas. Procesos setíferos no particularmente prominentes, con setas filiformes muy largas similares a las de los procesos torácicos (Figs. 3.5, 3.6-D). Los espiráculos abdominales son marrones; ligeramente prominentes (Figs. 3.5, 3.6-D). Esternito VIII provisto de procesos odontoides (Fig. 3.5). Esternito IX ventralmente equipado con algunas setas excavadoras, robustas y acabadas en punta (Figs. 3.5, 3.6-F). Presentan rastrillos prominentes, cada rastrillo con cuatro setas excavadoras siendo las más largas las externas (Figs. 3.5, 3.6-F). Setas excavadoras de los rastrillos robustas y acabadas en punta de forma aguda, sin textura ornamentada (Figs. 3.5, 3.6-F).

Biología: las larvas de esta especie habitan en ambientes áridos abiertos con poca vegetación, y normalmente arenosos o existiendo sustrato arenoso. Típicamente encontrados en ambientes como prados áridos y pastizales, o zonas retro-dunares, como también indican Badano y Pantaleoni (2014). Son larvas muy difíciles de recolectar. Según Steffan (1975), prefieren parches expuestos de arena en vez de la base de los árboles, aunque se han recolectado en la Península Ibérica sobre la base de árboles en varias ocasiones.

Comportamiento: depredadores al acecho, permanecen enterradas completamente esperando a sus presas, a veces asomando por encima del sustrato las mandíbulas; son capaces de andar hacia delante y hacia atrás.

Tamaño de los capullos: los capullos que realiza esta especie tienen un diámetro con una media de 10, 55 mm.

Creoleon aegyptiacus (Rambur, 1842).

Especie cuya larva era desconocida hasta ahora: se describe y se estudia mediante microscopía electrónica por primera vez.

Material estudiado.

España. Almería: Amoladeras (centro de interpretación), 14.VII.2012, 11 larvas de tercer estadio (3 larvas criadas hasta imago); 4 larvas de 2º estadio; 15.VI.2013, 3 larvas de tercer estadio; 6.VII.2013, 8 larvas de tercer estadio (4 larvas criadas hasta imago); 11.VII.2014, 7 larvas de tercer estadio (2 criadas hasta imago), 1 larva de 2º estadio. Cádiz: Facinas, 25.V.2012, 1 larva de tercer estadio (criada hasta imago); Playa de Los Lances, 21.VI.2012, 1 larva de tercer estadio (criada hasta imago).

Descripción (Figs. 3.7, 3.8, 3.9).

Tamaño: longitud del cuerpo 11.21 mm; longitud cápsula cefálica 2.58 mm (2.2–2.81), anchura cápsula cefálica 2.17 mm (2.10–2.41), longitud mandibular 2.10 mm (1.88–2.20), anchura cápsula cefálica / longitud cápsula cefálica 0.85, longitud mandibular / longitud cápsula cefálica 0.81.

La coloración de la cápsula cefálica es extremadamente variable, habiéndose encontrado incluso diversos patrones en diferentes ejemplares (Figs. 3.7, 3.8). El color predominante es el marrón, con áreas más oscuras a lo largo de los lados y desde el margen anterior a la zona media según individuos; ventralmente con áreas más oscuras desde la base mandibular hasta la mitad de la longitud de la cápsula cefálica, con una línea mediana más clara (Figs. 3.7, 3.8).

La cabeza es comparativamente grande, más larga que ancha (Figs. 3.7, 3.8). La zona dorsal está cubierta por setas truncadas largas de grosor variable, con ornamentación muy marcada de líneas longitudinales y numerosos dentículos grandes y puntiagudos (Figs. 3.7, 3.8, 3.9-C). Intercalados a las setas truncadas muestran algunos dolichaster del mismo tipo de ornamentación muy marcada, cortos (dos a tres veces su diámetro en longitud); y algunas setas plumosas cortas, finas y poco ramificadas (Figs. 3.7, 3.9-B). La zona ventral presenta setas filiformes más finas con la ornamentación de su superficie apenas perceptible, observándose también el mismo tipo de setas plumosas intercaladas, y dolichaster pequeños (dos a tres veces su diámetro en longitud) menos ornamentados que los dorsales (Fig. 3.9-A). El margen anterior del labro está equipado con dos protuberancias débilmente marcadas. En esta región existen algunas setas truncadas largas y robustas, cuya textura de superficie presenta líneas longitudinales con pequeños dentículos de punta más o menos roma muy numerosos; y algunos dolichaster grandes (más de cinco veces su diámetro en longitud), ornamentados con líneas longitudinales y dentículos agudos pequeños muy numerosos (Fig. 3.9-A). Las antenas son de coloración marrón a marrón oscuro según individuos, estrechas, más largas que el tubérculo ocular (Figs. 3.7, 3.8). Los tubérculos oculares no son excesivamente grandes, pero sí prominentes (Figs. 3.7, 3.8, 3.9-A). En ellos crecen algunas setas coniformes intercaladas entre los estemas. Estas setas presentan ornamentación suavemente marcada, con líneas longitudinales muy numerosas y juntas entre sí, y pequeños dentículos apenas perceptibles.

Las mandíbulas son de coloración marrón oscura, con los dientes marrón más claro y el ápice negruzco (Figs. 3.7, 3.8). Son ligeramente más pequeñas que la cápsula cefálica, muy robustas, equipadas con tres pares de dientes. El diente basal está más cerca del diente medio; y es más o menos de la mitad de tamaño que este (Figs. 3.7, 3.8, 3.9-A). El diente apical es el más grande. Setas mandibulares interdentes: (~4)(1)(1)(0) (Figs. 3.7, 3.8, 3.9-A). Estas setas son coniformes, de textura ornamentada con dentículos poco marcados (Fig. 3.9-A). De ellas, las que se sitúan entre los dientes basal y medio, y entre los dientes medio y apical son muy robustas (Fig. 3.9-A). En el margen externo de la mandíbula hay setas filiformes pequeñas aunque diversas en tamaño, intercaladas con setas coniformes; todas ellas de ornamentación poco acusada, más largas y numerosas en la zona basal mandibular y llegando aisladamente a la altura del diente apical. En la zona lateral de la inserción mandibular aparece un conjunto de dolichaster agrupados, muy robustos y largos (más de cinco veces en longitud su diámetro), con superficie ornamentada acusadamente de numerosas líneas longitudinales marcadas y dentículos puntiagudos. Los palpos labiales son marrones oscuros, más claros los segmentos segundo, tercero y cuarto (Figs. 3.7, 3.8). Los palpómeros segundo al cuarto son ligeramente más largos que la base mandibular, siendo el cuarto algo más largo que el segundo (Figs. 3.7, 3.8, 3.9-A). El segmento basal del palpo presenta setas filiformes gruesas ligeramente más estrechas hacia su extremo, pequeñas aunque de varios tamaños, con ornamentación débil con muchas líneas longitudinales y denticulación apenas visible (Fig. 3.9-A). Intercalados a ellas aparecen dolichaster cortos (dos o tres veces su diámetro en

longitud) como los de la región ventral cefálica, siendo en la zona superior de este segmento mucho más largos (más de cinco veces su diámetro en longitud) e igualmente ornamentados a los del margen del cípeo-labro. Los palpómeros segundo y tercero presentan dos setas filiformes que se estrechan longitudinalmente, con ornamentación muy débil (Fig. 3.9-A).

En el tórax, el pronoto posee manchas muy oscuras y normalmente aparecen dos líneas longitudinales oscuras cerca de la zona media (Figs. 3.7, 3.8). El tórax dorsalmente está cubierto de pequeñas setas coniformes no muy abundantes, con ornamentación no muy acusada de líneas longitudinales y dentículos no muy continuos, siendo los dentículos puntiagudos (Figs. 3.7, 3.8, 3.9-C). También se observan pequeños dolichaster igualmente ornamentados (dos a tres veces su diámetro de longitud), y setas plumosas intercaladas, cortas, finas y poco ramificadas. Hacia los laterales del tórax se encuentran las setas filiformes, más numerosas y de mayor longitud en los procesos setíferos; su ornamentación es poco marcada con numerosas líneas longitudinales y dentículos pequeños abundantes (Fig. 3.9-D). Los procesos setíferos mesotorácicos son subpedunculados (Figs. 3.7, 3.8, 3.9-D). Los espiráculos mesotorácicos nacen en un pequeño tubérculo (Figs. 3.7, 3.8).

Las patas son de coloración pálida (Figs. 3.7, 3.8). Presentan setas filiformes largas y estrechas no ornamentadas.

El abdomen muestra en la superficie dorsal setas truncadas, algunas gruesas y otras más estrechas, más o menos largas, y algunos dolichaster cortos (unas tres veces su diámetro en longitud); ambos tipos de setas con ornamentación consistente en líneas longitudinales y dentículos puntiagudos, muy marcados (Figs. 3.7, 3.8, 3.9-E). También aparecen setas plumosas cortas, finas y con poca ramificación. Zona ventral con setas filiformes estrechas, sin ornamentación marcada, intercaladas con algunas setas plumosas finas y poco ramificadas (Fig. 3.9-F). Procesos setíferos no muy prominentes, con setas filiformes muy largas de la misma ornamentación a las de los procesos setíferos torácicos (Figs. 3.7, 3.8). Presenta espiráculos abdominales marrones claro; ligeramente prominentes (Figs. 3.7, 3.8). Esternito VIII provisto de procesos odontoides (Figs. 3.7, 3.8, 3.9-F). Esternito IX con algunas setas excavadoras situadas ventralmente, robustas y puntiagudas, no ornamentadas (Figs. 3.7, 3.8, 3.9-F). Los rastrillos son prominentes, cada rastrillo con cuatro setas excavadoras siendo las más largas las externas; todas ellas también puntiagudas, robustas y no presentan textura ornamentada (Figs. 3.7, 3.8, 3.9-).

Biología: esta especie ha sido recolectada en zonas interiores de dunas y sistemas retro-dunares, en lugares muy arenosos con vegetación herbácea y arbustiva, localizándose en la base de dicha vegetación.

Comportamiento: depredadores al acecho, permanecen enterradas completamente esperando a sus presas, a veces asomando por encima del sustrato las mandíbulas; son capaces de andar hacia delante y hacia atrás.

Tamaño de los capullos: Los capullos que realiza esta especie tienen un diámetro con una media de 11, 2 mm.

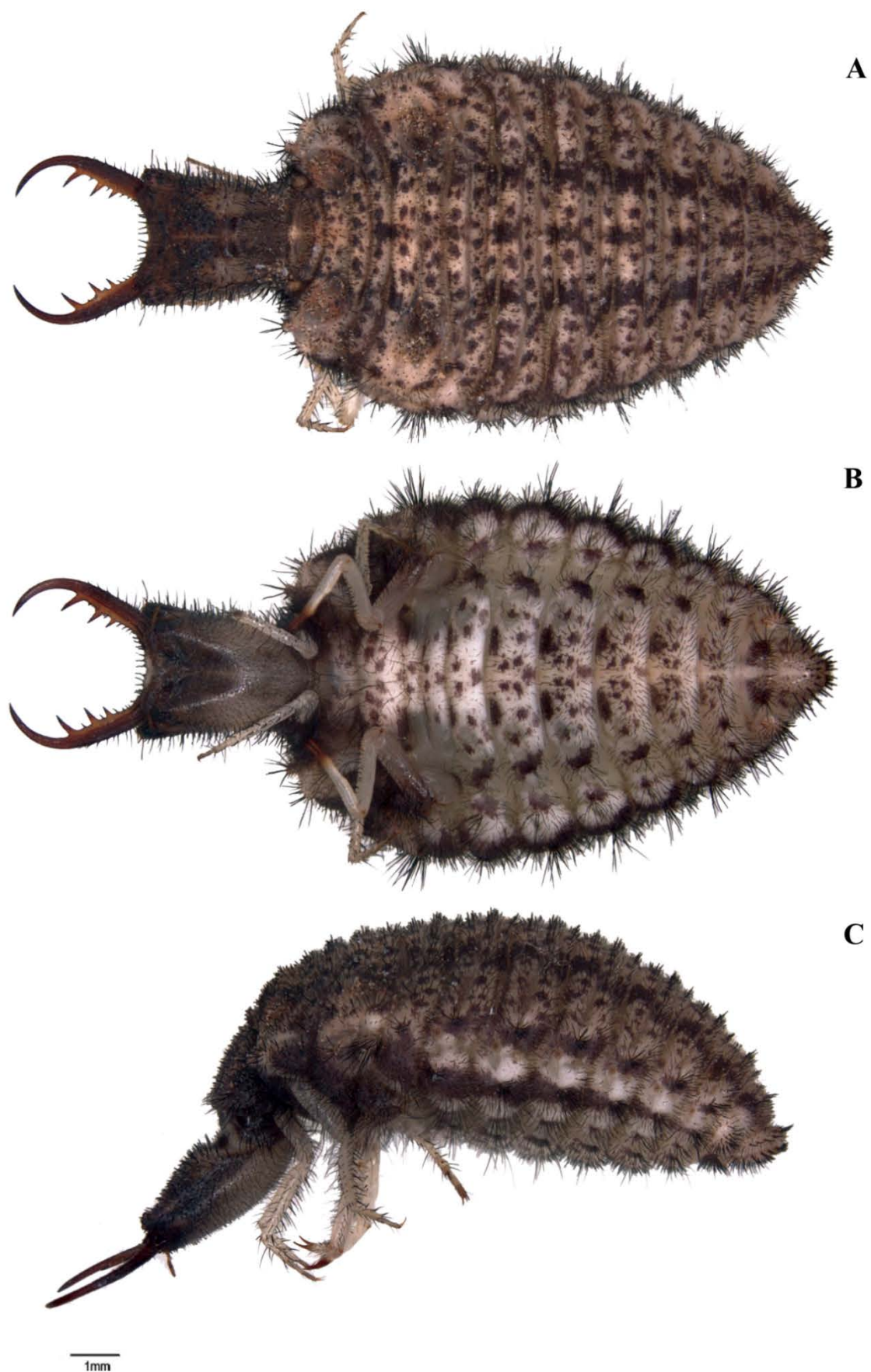


Figura 3.7. *Creoleon aegyptiacus* (Rambur, 1842), tercer estadio larvario. A: vista dorsal; B: vista ventral; C: vista lateral.

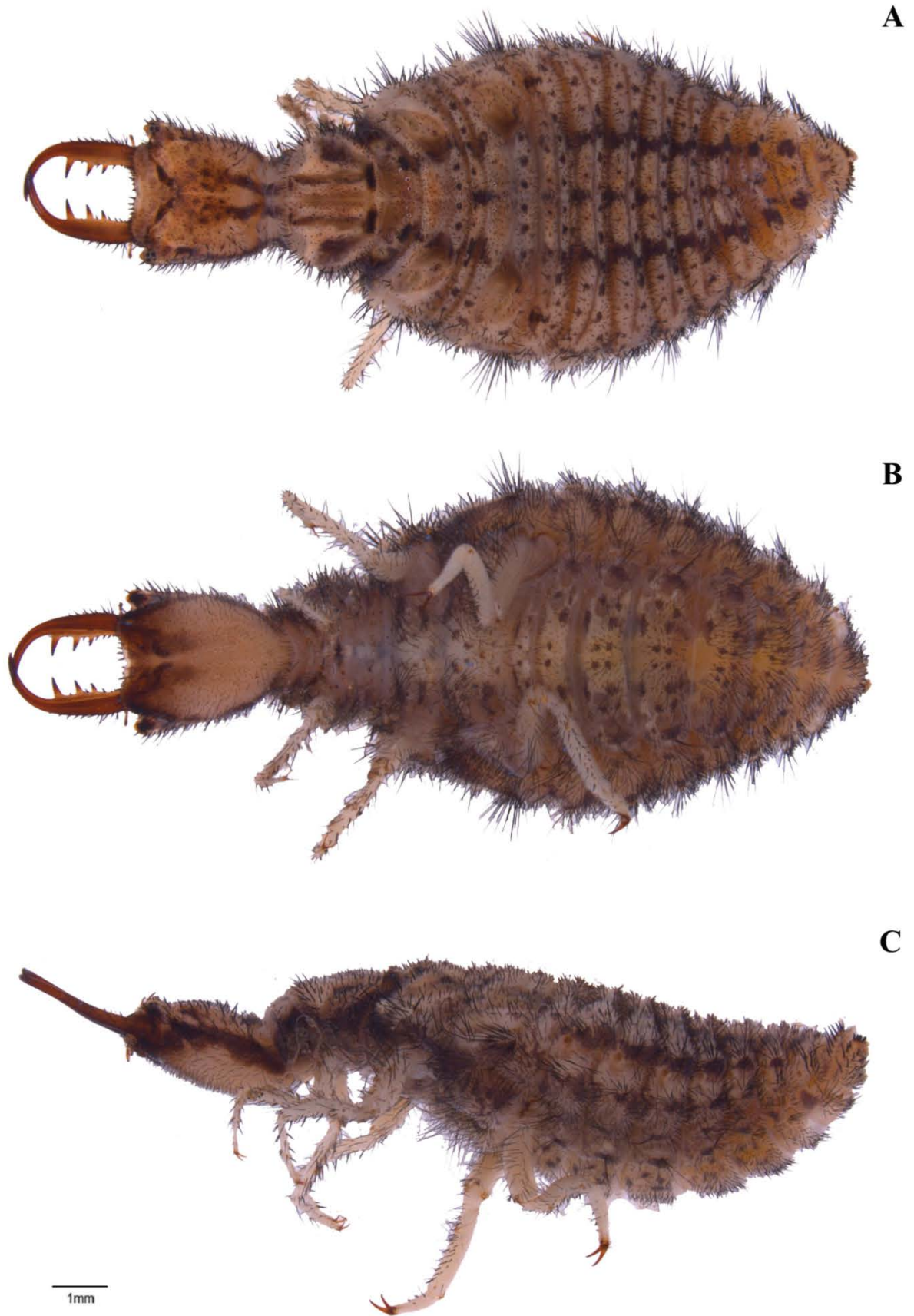


Figura 3.8. *Creoleon aegyptiacus* (Rambur, 1842), tercer estadio larvario. A: vista dorsal; B: vista ventral; C: vista lateral

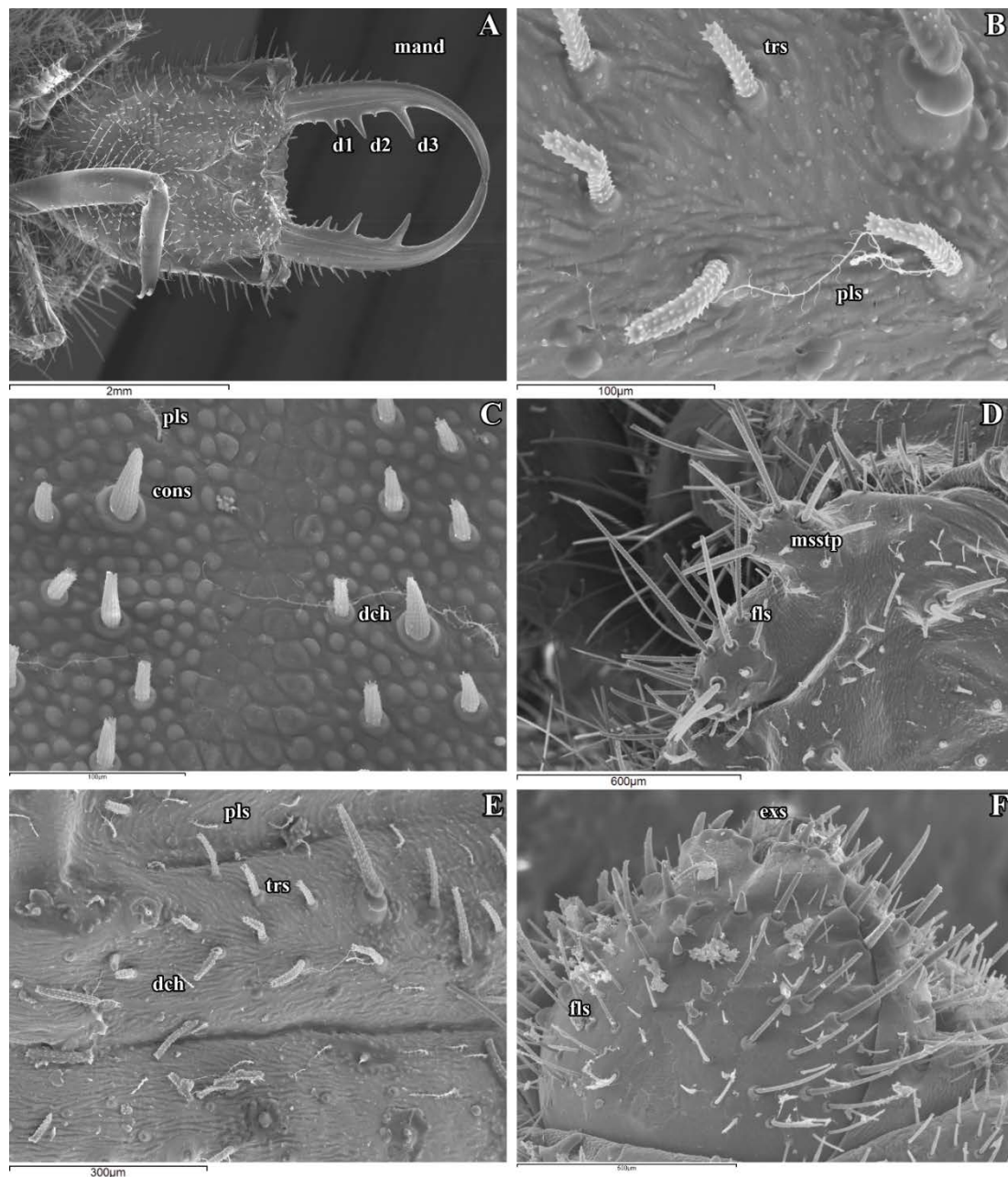


Figura 3.9. Imágenes en SEM del tercer estadio larvario de *Creoleon aegyptiacus* (Rambur, 1842). A: cabeza, mandíbulas y maxilas, vista ventral; B: detalle de las setas de la zona media de la cabeza, vista dorsal; C: detalle de las setas del pronoto, vista dorsal; D: zona lateral del mesotórax, con los procesos setíferos mesotorácicos, vista latero-dorsal; E: detalle de las setas de la región dorsal del abdomen, vista dorsal; F: extremo abdominal, vista ventral. Abreviaturas: cons: setas coniformes; d1, d2, d3: dientes; dch: dolichasters; exs: setas excavadoras; fls: setas filiformes; mand: mandíbula; max: maxila; msstp: procesos setíferos mesotorácicos; palp: palpo labial; pls: setas plumosas; spr: espiráculo respiratorio; trs: setas truncadas.

Clave de identificación de las especies ibero-baleáricas del género *Creoleon*.

1. Coloración del pronoto con manchas muy oscuras, a veces distinguiéndose claramente dos líneas longitudinales paralelas en la zona media (Fig. 3.7, 3.8).....*C. aegyptiacus*
- Coloración del pronoto sin manchas oscuras en la zona media (Fig. 3.6).....*C. lugdunensis*

El otro miembro del género cuya larva es conocida es la especie europea oriental *C. plumbeus* (Olivier, 1811), pero a pesar de las descripciones existentes (Willmann 1977; Krivokhatsky 2011), éstas no son adecuadas para diferenciar dicha especie de *C. lugdunensis* y *C. aegyptiacus*. Las larvas de *Creoleon* son reconocibles y diferenciables de otros géneros de Nemoleontini debido a sus robustas mandíbulas, más cortas que la cápsula cefálica, y a que los dientes basal y medio están más cercanos entre sí que el medio y el apical.

Diagnosis de los estadios larvarios del género *Macronemurus* Costa, 1855.

Mandíbulas robustas, equipadas con tres dientes equidistantes; las setas coniformes que cubren el pronoto están dispuestas en líneas paralelas, apareciendo dolichaster intercalados; espiráculos mesotorácicos en forma de cono, crecen en tubérculo; procesos setíferos pedunculados; abdomen con la superficie dorsal cubierta de dolichaster; esternito abdominal VIII con procesos odontoides; esternito abdominal IX con dos rastrillos que portan cuatro setas excavadoras cada uno de tamaño similar, aunque las del par interno algo más cortas.

***Macronemurus appendiculatus* (Latreille, 1807).**

El primer estadio larvario de esta especie fue descrito e ilustrado por Insom *et al.* (1985), sin proporcionar ningún carácter diagnóstico; por lo que la primera descripción concisa y detallada de los estadios larvarios de este género estaban sin describir hasta Badano y Pantaleoni (2014). Primera vez que se estudia mediante técnicas de microscopía electrónica.

Material estudiado.

España. Almería: Amoladeras (centro de interpretación), 15.VI.2013, 1 larva de tercer estadio (criada hasta imago). Cáceres: Romangordo, 10.I.1990, 1 larva de 2º estadio, Gómez Hernán leg. Ciudad Real: Las Povedas-Pueblo Nuevo del Bullaque, 20.VI.2001, 1 larva de tercer estadio, J. Barriga leg.; P. N. Cabañeros, Valle Santiago, 17.VI.1992, 2 larvas de tercer estadio, A. Ruíz Tapiador leg. Jaén: Embalse de la Bolera, 1 larva de tercer estadio, L. M. Díaz-Aranda y V. J. Monserrat legs. Lérida: Valencia de Aneu, 30.VII.1991, numerosas larvas neonatas nacen de una hembra recolectada en la misma fecha, V. J. Monserrat leg. Toledo: Villamanrique de Tajo, 24.VII.1979, numerosas larvas neonatas nacen de una hembra recolectada en la misma fecha, V. J. Monserrat leg.

Descripción (Figs. 3.10, 3.11).

Tamaño: longitud del cuerpo 9.36 mm; longitud cápsula cefálica 1.93 mm (1.61–2.11), anchura cápsula cefálica 1.72 mm (1.60–1.94), longitud mandibular 1.67 mm (1.43–2.3), anchura cápsula cefálica / longitud cápsula cefálica 0.89, longitud mandibular / longitud cápsula cefálica 0.86.

Coloración general marrón amarillento con un patrón marrón oscuro, manchas de la zona dorsal regularmente dispuestas creando tres líneas, ventralmente muy pálido, amarillento o blanquecino; setas del cuerpo negras (Fig. 3.10).

Cápsula cefálica marrón, más oscura que el cuerpo con marcas oscuras a los lados, zona ventral de la cabeza muy pálida excepto un área oscura en la base de las mandíbulas (Fig. 3.10, 3.11).

Cabeza ligeramente más larga que ancha (Figs. 3.10, 3.11-A). Zona dorsal con dolichaster de ornamentación acusada con líneas longitudinales y grandes dentículos agudos, de tamaño variable (desde dos a más de cinco veces su diámetro en longitud) (Figs. 3.11-A, 3.11-B). También aparecen algunas setas truncadas de similar ornamentación a los dolichaster, aunque algo menos marcada; y pequeñas setas plumosas poco ramificadas (Figs. 3.11-A, 3.11-B). La zona ventral de la cabeza está provista de setas filiformes estrechas, y con su superficie apenas ornamentada; con algunos dolichaster estrechos; y con setas plumosas intercaladas. El margen anterior del clípeo-labro muestra dos pequeñas protuberancias, apenas marcadas, donde aparecen dolichaster robustos, muy largos (más de cinco veces su diámetro de longitud), de ornamentación ligeramente acusada con líneas longitudinales no muy juntas y dentículos de punta roma numerosos (Figs. 3.10, 3.11-A). Las antenas son negras, delgadas, algo mayores al tubérculo ocular (Figs. 3.10, 3.11-A). Los tubérculos oculares son grandes, prominentes, con algunas setas coniformes y dolichaster entre los estemas. Estas setas con ornamentación no demasiado marcada de líneas longitudinales y dentículos de punta roma pequeños.

Las mandíbulas son marrón oscuro; robustas, más cortas que la cápsula cefálica (Figs. 3.10, 3.11-A). Muestra los tres dientes equidistantes. Setas mandibulares interdentes: (~4)(1)(1)(0) (Figs. 3.10, 3.11-A). Estas setas interdentes son coniformes, más pequeñas las situadas entre la zona basal y el primer diente, y muy robustas las situadas entre dientes, con superficie ornamentada débilmente y con dentículos poco marcados (Fig. 3.11-A). La zona externa de la mandíbula presenta setas filiformes en su base, de tamaño variable, intercaladas con pequeñas setas coniformes que alcanzan prácticamente la altura del diente apical. En la zona dorsal de la superficie mandibular aparecen algunas setas coniformes cerca de la base (Fig. 3.11-A). Palpos labiales marrones oscuros (Fig. 3.10). Los palpómeros segundo al cuarto más o menos iguales a la anchura mandibular (Fig. 3.10). Palpómero cuarto más o menos igual de grande que los palpómeros segundo y tercero juntos. Palpómero basal con escasos dolichaster pequeños (dos o tres veces su diámetro) con ornamentación marcada y dentículos puntiagudos, los que están en la zona superior de este segmento mucho más grandes (más de cinco veces su diámetro en longitud) y con la misma ornamentación que el resto. No se han observado setas en el segundo segmento del palpo, y aparecen dos o tres setas filiformes en el tercer palpómero.

En el tórax, el pronoto cubierto con cuatro líneas paralelas de setas coniformes robustas, presentando una textura no muy acusada de numerosas líneas longitudinales y pequeños dentículos (Figs. 3.10, 3.11-C, 3.10-D). Solamente algunos dolichaster

aparecen intercalados entre ellas, cortos (dos-tres veces su diámetro en longitud) y de ornamentación muy acusada, con dentículos puntiagudos muy marcados (Figs. 3.11-C, 3.11-D). También existen setas plumosas cortas y débilmente ramificadas, y setas filiformes hacia los laterales siendo más largas las de los procesos setíferos mesotorácicos; la textura de estas setas está débilmente ornamentada. El resto de la zona dorsal del tórax presenta la misma quetotaxia, aunque sin esas líneas paralelas de setas coniformes. Espiráculos mesotorácicos marrones rojizo, cónicos, nacen en tubérculo (Figs. 3.10, 3.11-C). Procesos setíferos pedunculados (Fig. 3.10).

Las patas son de coloración pálida (Fig. 3.10). Presentan pocas setas filiformes largas.

Abdomen con la zona dorsal cubierta de dolichaster de tamaño variable (de dos-tres veces a más de cinco veces su diámetro en longitud), ornamentados de forma acusada con líneas longitudinales muy marcadas y dentículos grandes (Fig. 3.11-E, 3.11-F). Zona ventral con setas filiformes. Zona lateral con setas filiformes largas en los procesos setíferos, ornamentadas con líneas longitudinales marcadas y dentículos muy débiles. Espiráculos abdominales ligeramente elevados, marrones (Fig. 3.10). Esternito abdominal VIII con procesos odontoides (Fig. 3.10). Esternito abdominal IX cubierto de largas setas excavadoras, sin textura ornamentada y estrechándose hacia el extremo débilmente sin acabar en punta (Figs. 3.10, 3.11-F). Presentan dos rastrillos prominentes portando cada uno cuatro setas excavadoras aproximadamente iguales, aunque las setas más internas son algo más pequeñas (Figs. 3.10, 3.11-F). Las setas excavadoras de los rastrillos son similares en forma y ornamentación a las setas excavadoras mencionadas en la zona ventral del esternito IX.

Las larvas de *M. appendiculatus* son muy parecidas en su aspecto general a las de algunas especies del género *Neuroleon* (*N. arenarius* y *N. nemausiensis*). Además, en muchas ocasiones comparten hábitat. Sin embargo, gracias a sus mandíbulas proporcionalmente más fuertes, la quetotaxia tan particular del pronoto y las setas excavadoras del esternito abdominal IX son fácilmente diferenciables. Aun así, sería necesario el estudio de las larvas de otros miembros de este género. En microscopía electrónica, sólo existe sobre este género el trabajo basado en la superficie de los huevos de la especie del este-europeo y asiática *M. bilineatus* Brauer, 1868 (Suludere *et al.*, 2009).

Biología: Las larvas viven en el suelo en condiciones expuestas, entre plantas herbáceas y rocas; también colonizan madrigueras rocosas con sustrato fino. Ocasionalmente se entierran en la base de escarpes rocosos o árboles aislados. Pese a ser una especie muy común (ver capítulos 2 y 7), estas larvas son complicadísimas de recolectar, y a veces aparecen en trampas de caída utilizadas para otros tipos de fauna.

Diagnosis de los estadios larvarios del género *Distoleon* Banks, 1910.

Cabeza dorsalmente cubierta con dolichaster de diverso tamaño y setas plumosas; mandíbulas equipadas con tres dientes; pronoto con una densa cobertura de setas coniformes intercaladas con dolichaster; abdomen cubierto dorsalmente de dolichaster, setas truncadas y setas plumosas; espiráculo mesotorácico nace en tubérculo; esternito abdominal VIII con procesos odontoides; esternito abdominal IX provisto con prominentes rastrillos portando cada uno cuatro pares de setas excavadoras puntiagudas similares en tamaño.

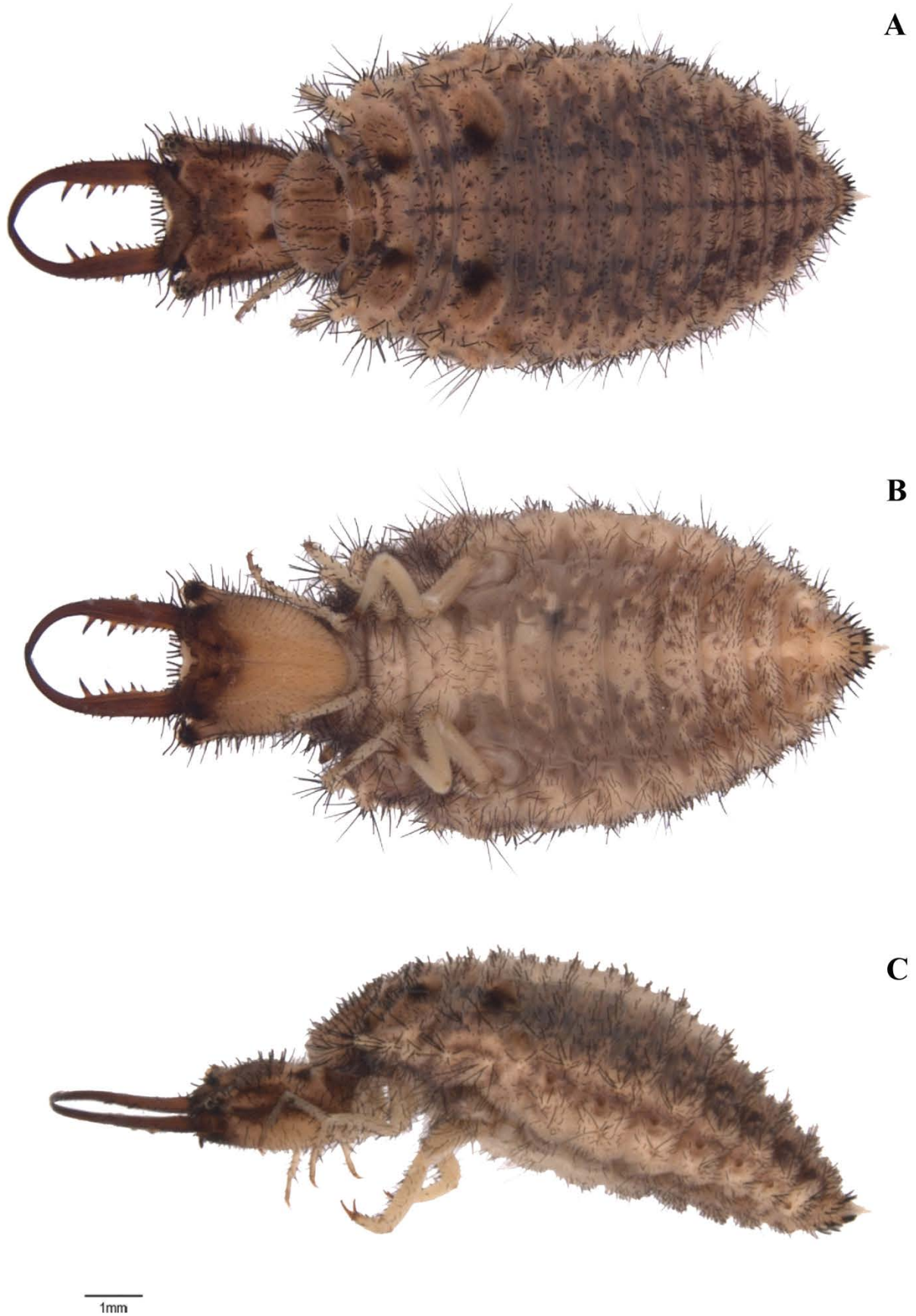


Figura 3.10. *Macronemurus appendiculatus* (Latreille, 1807), tercer estadio larvario. A: vista dorsal; B: vista ventral; C: vista lateral.

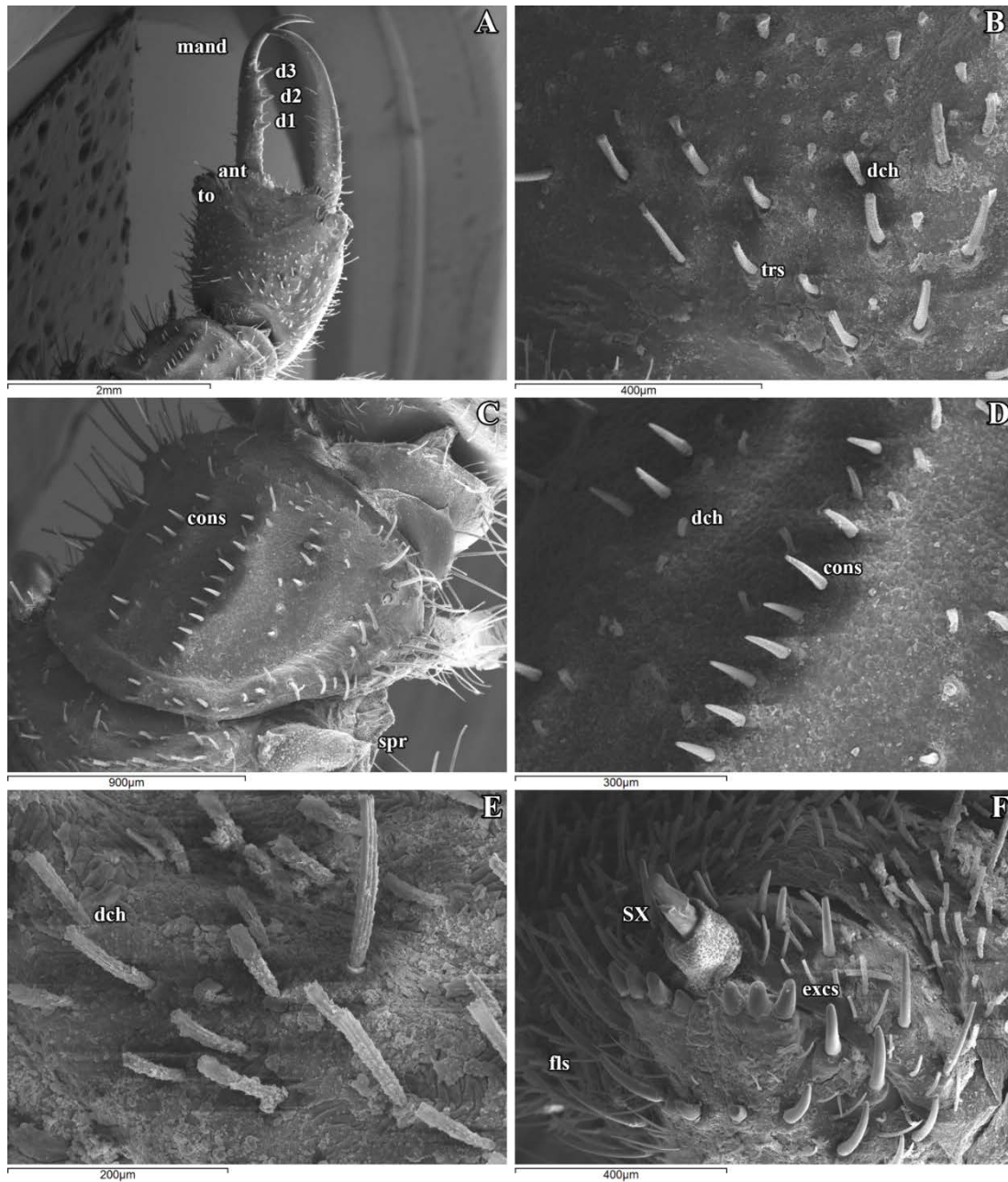


Figura 3.11. Imágenes en SEM del tercer estadio larvario de *Macronemurus appendiculatus* (Latreille, 1807). A: cabeza y mandíbulas, vista dorsal; B: detalle de las setas de la zona media de la cabeza, vista dorsal; C: pronoto y espiráculos mesotorácicos, vista latero-dorsal; D: detalle de las setas del pronoto, vista dorsal; E: detalle de las setas de la región dorsal del abdomen, vista dorsal; F: extremo abdominal, vista ventro-caudal. Abreviaturas: ant: antenas; cons: setas coniformes; d1, d2, d3: dientes; dch: dolichasters; excs: setas excavadoras; fls: setas filiformes; mand: mandíbula; spr: espiráculo respiratorio; SX: segmento abdominal X; to: tubérculo ocular; trs: setas truncadas.

***Distoleon annulatus* (Klug, 1834).**

Especie descrita por primera vez durante el desarrollo de la presente Tesis en Acevedo *et al.* (2013). Primera vez que es estudiada a microscopía electrónica.

Material estudiado.

España. Almería: Casillas de Atochares, 7.V.2011, 1 larva de tercer estadio (criada hasta imago); Rambla del Agua, 29.VI.2011, 1 larva de tercer estadio (criada hasta imago); Rambla de Torregarcía, 13.IX.2013, 2 larvas de tercer estadio; San José, la Torta, 5.VII.2013, 2 larvas de tercer estadio, F. Acevedo, V. J. Monserrat y D. Badano legs.

Descripción (Figs. 3.12, 3.13, 3.14).

Tamaño. Tamaño medio (sin mandíbulas) 10,10 mm; longitud cápsula cefálica 2,72 mm, anchura cápsula cefálica (en la parte más ancha) 2,35 mm, longitud mandíbula 2,57 mm, ratio anchura/longitud cápsula cefálica 0,87, ratio longitud mandibular/longitud capsula cefálica 0,94.

Coloración general. Ocre con un patrón oscuro, parte ventral más pálida con algunas manchas oscuras; cubierto con setas negras (Figs. 3.12, 3.13).

Cabeza ocre, con dos grandes marcas oscuras triangulares en la parte dorsal, zona lateral con manchas oscuras conspicuas, zona ventral pálida con la parte anterior oscura (Figs. 3.12, 3.13).

La cápsula cefálica es más larga que ancha, con forma trapezoidal (Figs. 3.12, 3.13, 3.14-A). En la zona dorsal está cubierta de dolichaster oscuros, algunos largos (más de cinco veces su diámetro en longitud), con ornamentación en su superficie mostrando numerosas líneas longitudinales no muy marcadas y numerosos dentículos agudos y no muy grandes; y otros dolichaster pequeños intercalados (longitud aproximada dos veces su diámetro), de ornamentación muy acusada con líneas muy marcadas y grandes dentículos puntiagudos (Figs. 3.12, 3.13, 3.14-A, 3.14-B). También existen en esta zona setas plumosas alargadas, ligeramente gruesas y poco ramificadas (Fig. 3.14-A, 3.14-B). En la zona ventral aparecen dolichaster y setas filiformes; ambos tipos de setas estrechas con la superficie débilmente ornamentada (Fig. 3.14-C). El margen externo del labro posee una pequeña escisión media pálida, delimitada por dos pequeños lóbulos (Figs. 3.12, 3.13, 3.14-A, 3.14-C). En esta zona crecen setas truncadas gruesas, con ornamentación fuerte de líneas marcadas y dentículos agudos, y dolichaster grandes (más de cinco veces su diámetro en longitud). Las antenas son marrones, con el escapo y el pedicelo más oscuros, y son más largas que los tubérculos oculares. Los tubérculos oculares son grandes y prominentes, con los siete estemas negros (Fig. 3.12, 3.13). En ellos crecen algunas setas coniformes en la zona basal y entre los estemas, con la superficie ligeramente ornamentada por numerosas líneas longitudinales y dentículos muy pequeños, de punta roma.

Las mandíbulas son de coloración marrón oscuro, más pálidas en la inserción del diente, y más oscuras en el ápice de las mandíbulas y los dientes (Figs. 3.12, 3.13). Son comparativamente fuertes, más cortas que la cápsula cefálica. Están provistas de tres pares de dientes equidistantes, en los cuales el diente apical es el más robusto (Figs. 3.12, 3.13, 3.14-A). Setas mandibulares interdentes (3-4)(1)(1)(0) (Figs. 3.12,

3.13, 3.14-A). Se trata de setas coniformes, más pequeñas las que se encuentran entre la base mandibular y el diente basal, y muy robustas las que se encuentran entre los dientes basal y medio, y medio y apical. Estas setas presentan una superficie cuya ornamentación es apenas perceptible. El margen externo de la mandíbula presenta setas filiformes negras, largas y finas hasta la altura del diente distal, intercaladas con otras más cortas (Figs. 3.12, 3.13, 3.14-A). También se encuentran setas coniformes pequeñas y robustas, de ornamentación muy suave, en las superficies lateral, dorsal y ventral (en el lateral externo) de la mandíbula y de forma aislada. En la zona de la inserción mandibular aparece un conjunto de dolichaster agrupados, muy robustos y largos (más de cinco veces en longitud su diámetro), con superficie ornamentada acusadamente, con numerosas líneas longitudinales marcadas y dentículos puntiagudos (Fig. 3.14-C). Los palpos labiales son de coloración oscura (Figs. 3.12, 3.13). Los palpómeros segundo al cuarto son ligeramente más largos que la base mandibular. El cuarto palpómero es alargado, y de tamaño igual a los palpómeros segundo y tercero juntos (Fig. 3.14-C). El palpómero basal muestra setas filiformes gruesas, con débil ornamentación de muchas líneas longitudinales poco marcadas y dentículos apenas perceptibles; y dolichaster cortos (dos a tres veces su diámetro en longitud) y bien ornamentados, de forma similar a los de la región ventral de la cabeza. Asimismo se observan en la zona superior de este segmento dolichaster del mismo tipo de ornamentación, pero mucho más grandes (más de cinco veces su diámetro en longitud). Los palpómeros segundo y tercero con dos o tres setas filiformes más o menos acabadas en punta de superficie ornamentada como las del palpómero basal (Fig. 3.14-C).

Tórax de coloración ocre con dos líneas longitudinales oscuras (Figs. 3.12, 3.13). Dorsalmente está cubierto por dolichaster de diverso tamaño (desde dos-tres veces hasta cinco veces su diámetro de longitud) con una fuerte denticulación puntiaguda en su superficie. También existen setas coniformes cortas y robustas, y setas filiformes más largas en zonas laterales, situándose las más largas en los procesos setíferos (Figs. 3.12, 3.13, 3.14-D). Todas estas setas presentan una superficie marcadamente ornamentada con numerosas líneas longitudinales y dentículos puntiagudos grandes (Fig. 3.14-D). Aparecen además setas plumosas largas ligeramente gruesas y no muy ramificadas. Espiráculo mesotorácico nace en tubérculo, subcilíndrico (Figs. 3.12, 3.13). Procesos setíferos mesotorácicos con el primer par pedunculado y el segundo par subpedunculado (Figs. 3.12, 3.13).

Las patas son de color pálido, con manchas marrones en el centro y el extremo distal del último tarsómero (Figs. 3.12, 3.13). Están cubiertas por setas filiformes oscuras, largas y finas, sin superficie ornamentada aparente.

El abdomen presenta en la superficie dorsal una serie de marcas oscuras central y dos laterales creando líneas; ventralmente es pálido con pocas manchas marrones (Figs. 3.12, 3.13). Zona dorsal con dolichaster variables en tamaño (longitud dos-tres a cinco veces su diámetro de longitud) de ornamentación enormemente acusada con dentículos puntiagudos; setas truncadas de ornamentación acusada con numerosas líneas longitudinales y dentículos agudos; y setas plumosas largas ligeramente gruesas y no muy ramificadas (Figs. 3.14-E). Setas filiformes alargadas hacia los laterales especialmente en los procesos setíferos (Figs. 3.12, 3.13), con pocas líneas longitudinales marcadas y dentículos grandes y puntiagudos. Superficie ventral del abdomen con setas filiformes estrechas con ornamentación no muy acusada, intercaladas con setas plumosas del mismo tipo que las de la zona dorsal, aunque de

menor tamaño. Procesos setíferos no muy prominentes. Esternito VIII con procesos odontoides y dos puntos oscuros próximos a los procesos odontoides (Figs. 3.12, 3.13). Esternito IX con un par de setas excavadoras situadas en la zona ventro-posterior puntiagudas, y sin ninguna ornamentación en su superficie (Figs. 3.12, 3.13, 3.14-F). Presentan un par de pequeños pero prominentes rastrillos, equipados con cuatro pares de setas excavadoras cada uno, en las que las del par más interno son ligeramente más cortas que el resto, acabadas en punta y sin ornamentación superficial (Figs. 3.12, 3.13, 3.14-F).



Figura 3.12. *Distoleon annulatus* (Klug, 1834), tercer estadio larvario. A: vista dorsal; B: vista ventral.

Biología: estas larvas fueron localizadas en el SE de España, un área caracterizada por un clima semiárido. Fueron recolectadas en el sustrato fino y seco contenido en el interior de cavidades de rocas, y en suelo de sustrato árido y suelto, con rocas friables, entre hierbas y piedras.

Comportamiento: depredadores al acecho, permanecen enterradas completamente esperando a sus presas, a veces asomando por encima del sustrato las mandíbulas; son capaces de andar hacia delante y hacia atrás rápidamente. Si son molestadas pueden fingir la muerte durante algunos minutos.



Figura 3.13. *Distoleon annulatus* (Klug, 1834), tercer estadio larvario. A: ejemplar en vista dorsal; B: cabeza, vista dorsal; C: detalle de lateral del tórax, vista dorsal; D: tórax y abdomen, vista dorsal; E: ejemplar en vista ventral; F: cabeza, vista ventral; G: detalle de palpos labiales y base de la mandíbula, vista ventral; H: tórax y abdomen, vista ventral; I: detalle del extremo abdominal, vista ventral (según Acevedo *et al.*, 2013).

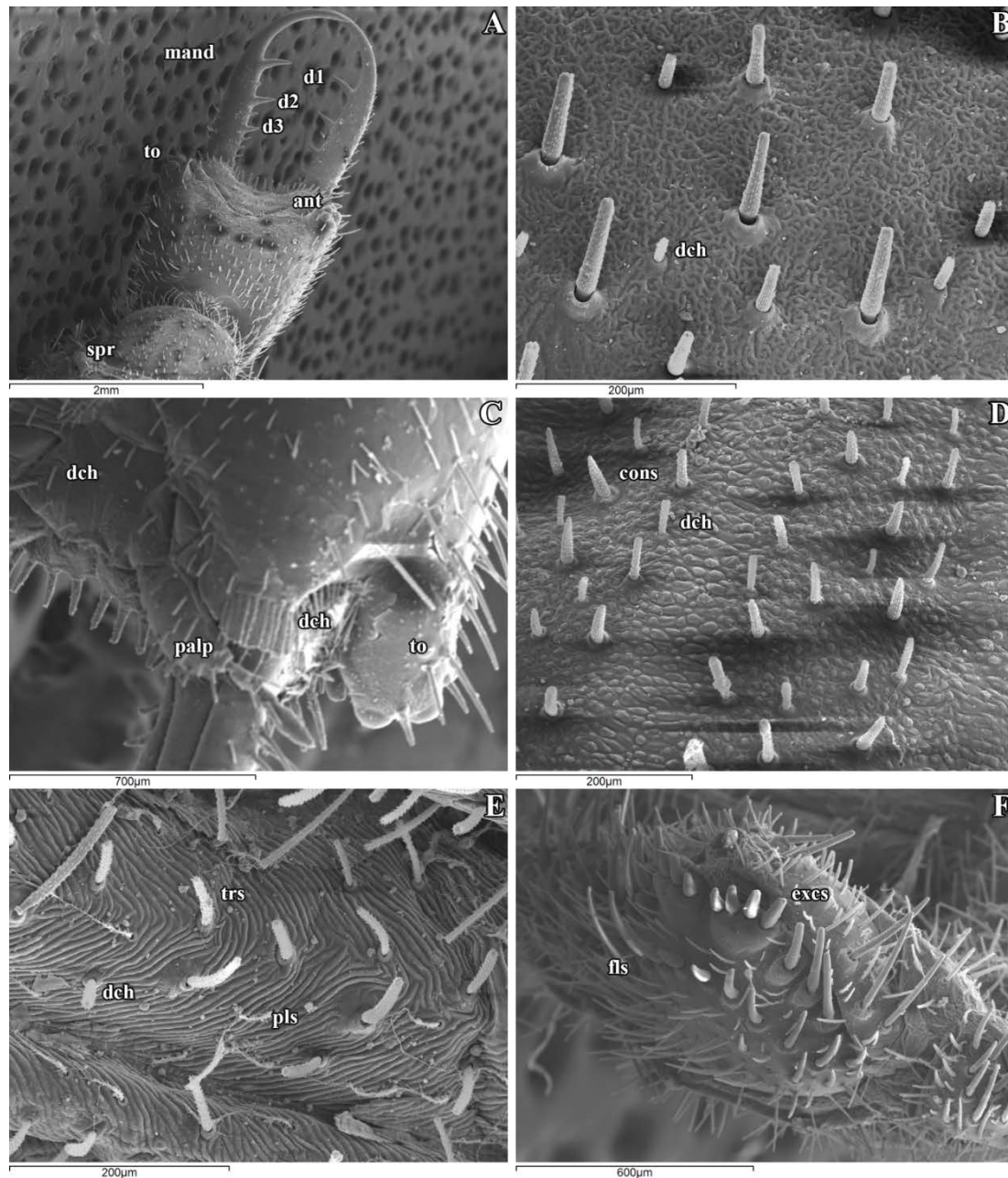


Figura 3.14. Imágenes en SEM del tercer estadio larvario de *Distoleon annulatus* (Klug, 1834). A: cabeza y mandíbulas, vista dorsal; B: detalle de las setas de la zona media de la cabeza, vista dorsal; C: palpo labial, y zona de inserción de la mandíbula y la maxila, vista ventral; D: detalle de las setas del pronoto, vista dorsal; E: setas de la zona dorsal del abdomen, vista dorsal; F: extremo abdominal, vista caudal. Abreviaturas: ant: antenas; cons: setas coniformes; d1, d2, d3: dientes; dch: dolichasters; excs: setas excavadoras; fls: setas filiformes; mand: mandíbula; palp: palpo labial; pls: setas plumosas; to: tubérculo ocular; trs: setas truncadas.

***Distoleon tetragrammicus* (Fabricius, 1798).**

La larva de *D. tetragrammicus* probablemente representa el primer mirmeleónido que no hace trampas de caída en forma de cono descubierto, ya que las observaciones de Bonnet son asignables a este taxón (Réaumur 1742; Bonnet 1780). Sin embargo, la primera descripción precisa fue realizada mucho más tarde por Brauer (1854). Esta especie fue asimismo incluida en los trabajos de Hagen (1873) y Redtenbacher (1884). Steffan (1975) fue el primero en estudiar los requerimientos ecológicos, argumentando la presencia de esta especie en suelos arenosos con un rico contenido en humus y en depósitos aluviales; algo confirmado en las descripciones de Acevedo *et al.* (2013) y Badano y Pantaleoni (2014). Krivokhatsky (2011) la incluyó en sus claves, y finalmente, Satar *et al.* (2006) describió el tercer estadio larvario y los huevos, utilizando además microscopía electrónica.

Material estudiado.

España. Barcelona: Sant Margall, 20.VII.1989, 1 larva de tercer estadio, J.A. Barrientos leg. Córdoba: Cerro Muriano, 13.IX.1976, 1 larva de tercer estadio, V.J. Monserrat leg.

Descripción (Figs. 3.15, 3.16).

Tamaño. Media de la longitud del cuerpo: 10.60 mm; longitud cápsula cefálica 3.00 mm (mín-máx 2.41-2.76), anchura cápsula cefálica 2.45 mm (2.22-2.72), longitud mandíbula 2.54 mm (2.24-2.76), ratio anchura cápsula cefálica/longitud cápsula cefálica 0.82, ratio longitud mandíbula/longitud cápsula cefálica 0.85.

Coloración general. Marrón con un patrón oscuro, zona ventral más pálida con una marca marrón oscura; cuerpo cubierto con setas negras (Fig. 3.15).

Cabeza marrón oscura, zonas ventral y lateral con marcas oscuras extensivas (Fig. 3.15).

La cápsula cefálica es más larga que ancha (Figs. 3.15). La zona dorsal está cubierta por dolichaster largos (más de cinco veces su diámetro en longitud) con una ornamentación en su superficie evidente, de numerosas líneas longitudinales no muy marcadas y dentículos numerosos, no muy grandes y agudos; y otros dolichaster aislados pequeños (longitud aproximada dos veces su diámetro), de ornamentación acusada con líneas muy marcadas y grandes dentículos puntiagudos (Figs. 3.15, 3.16-B, 4.2-F). También hay setas plumosas alargadas ligeramente gruesas y poco ramificadas. En la zona ventral, se observan numerosas setas filiformes estrechas, y algunos dolichaster también estrechos, con la superficie débilmente ornamentada (Figs. 3.15, 3.16-A). El margen externo del labro posee una pequeña escisión media (Figs. 3.15, 4.2-F); esta zona porta setas truncadas gruesas, con ornamentación fuerte de líneas marcadas y dentículos agudos aunque no muy grandes, y dolichaster grandes (más de cinco veces su diámetro en longitud). Las antenas son más largas que el tubérculo ocular (Fig. 3.15). Los tubérculos oculares son prominentes (Figs. 3.15). En ellos aparecen setas coniformes en la zona basal, y algunas más pequeñas intercalas entre los estemas. La superficie de estas setas está ligeramente ornamentada, con numerosas líneas longitudinales y dentículos muy pequeños, de punta roma.

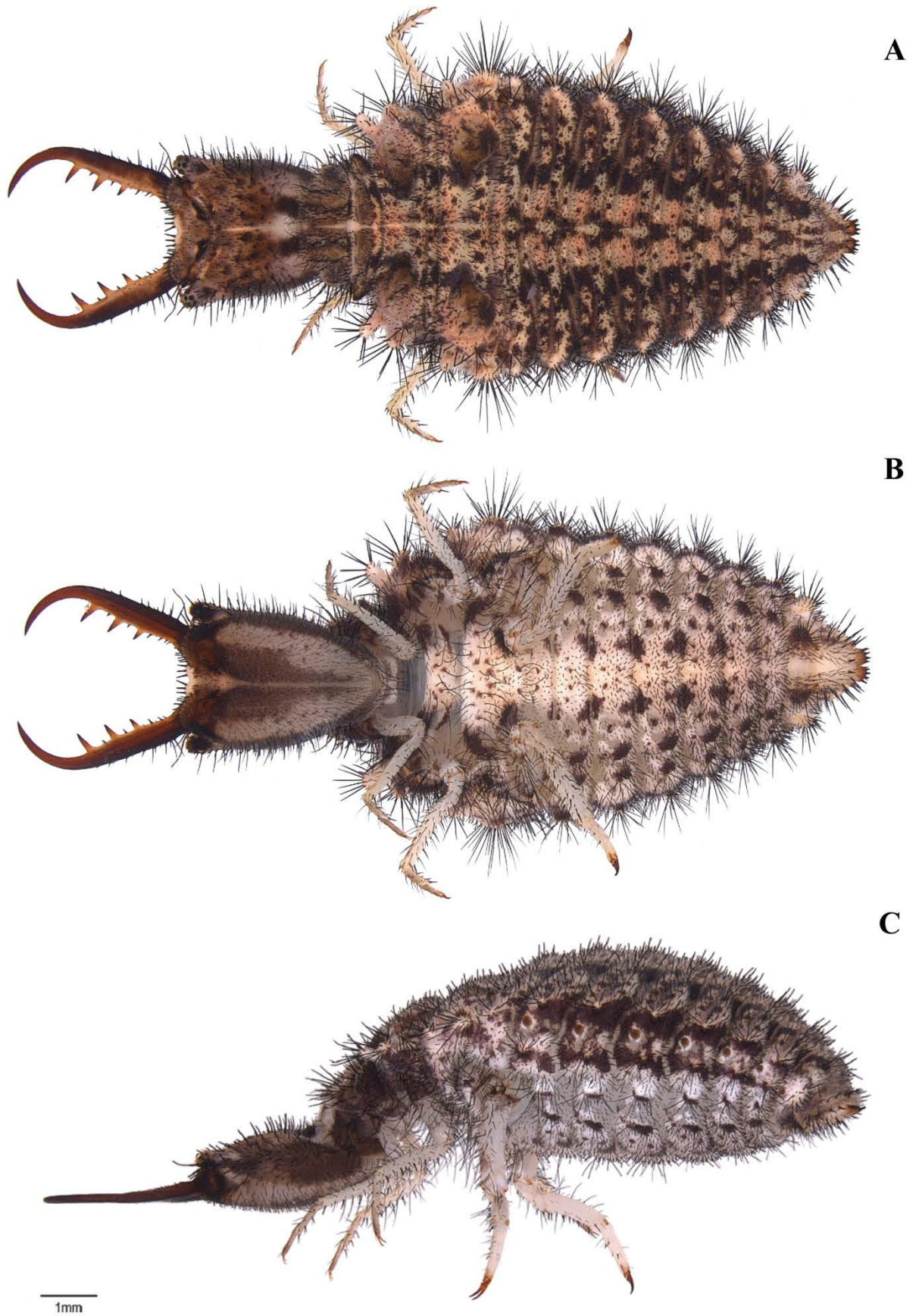


Figura 3.15. *Distoleon tetragrammicus* (Fabricius, 1798), tercer estadio larvario. A: vista dorsal; B: vista ventral; C: vista lateral (según Acevedo *et al.*, 2013)

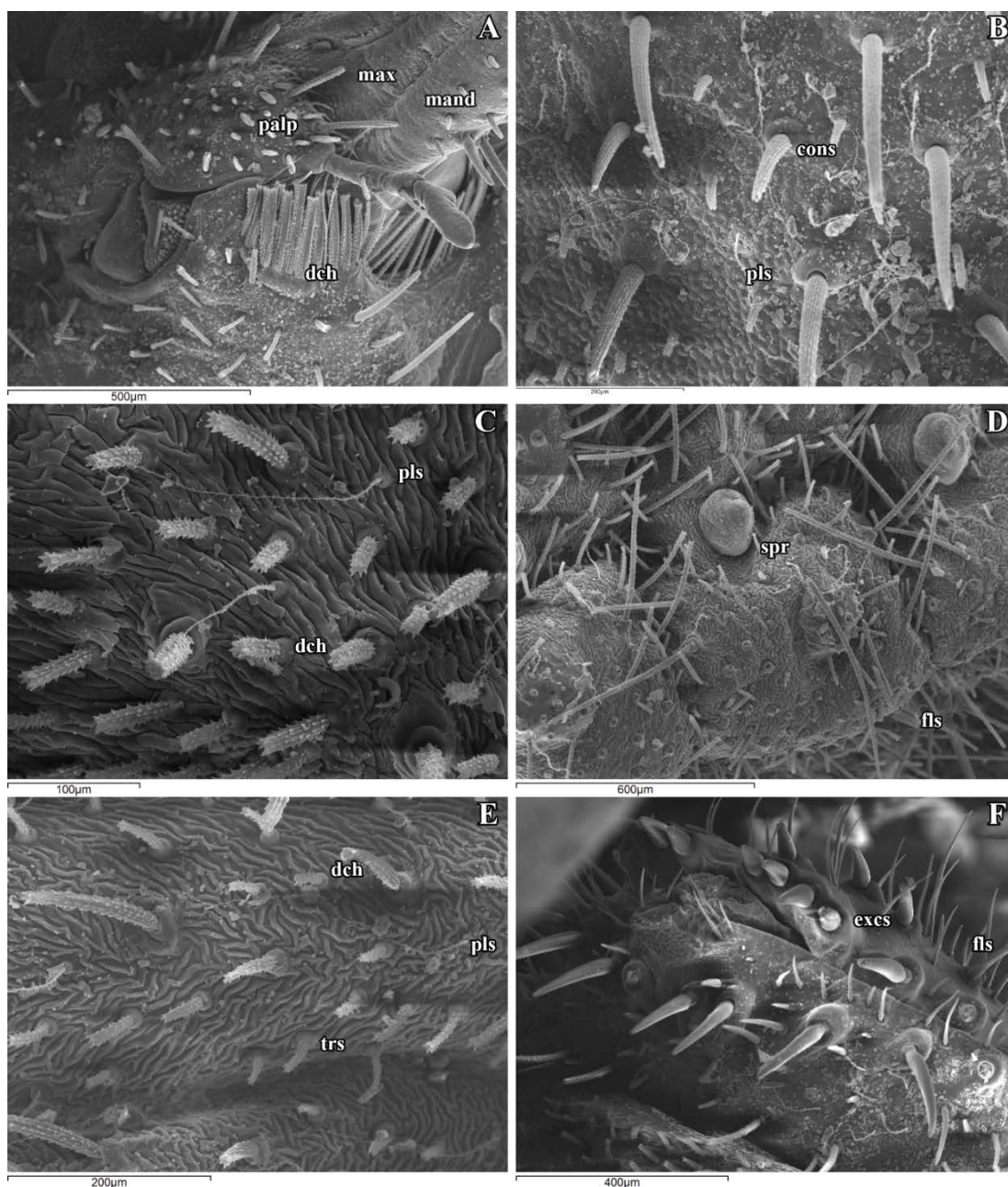


Figura 3.16. Imágenes en SEM del tercer estadio larvario de *Distoleon tetragrammicus* (Fabricius, 1798). A: palpo labial, y zona de inserción de la mandíbula y la maxila, vista ventro-lateral; B: detalle de las setas de la zona media de la cabeza, vista dorsal; C: detalle de las setas del pronoto, vista dorsal; D: detalle del lateral del abdomen, con los espiráculos respiratorios, vista lateral; E: setas de la zona dorsal del abdomen, vista dorsal; F: extremo abdominal, vista latero-caudal. Abreviaturas: cons: setas coniformes; dch: dolichasters; excs: setas excavadoras; fls: setas filiformes; mand: mandíbula; max: maxila; palp: palpo labial; pls: setas plumosas; spr: espiráculo respiratorio; trs: setas truncadas.

Las mandíbulas son de coloración marrón oscuro (Fig. 3.15). Son robustas, más cortas que la cápsula cefálica. Están equipadas con tres pares de dientes equidistantes en los que el diente apical es el más grande. Setas mandibulares interdentes (3-5)(1)(1)(0) (Fig. 3.15). Estas setas interdentes son coniformes, más pequeñas las que se encuentran entre la base mandibular y el diente basal, y muy robustas las que se encuentran entre los dientes basal-medio y medio-apical. Todas ellas presentan una superficie con ornamentación muy poco marcada. El margen exterior mandibular con setas filiformes largas y finas intercaladas con otras más cortas hasta algo más de la mitad de la longitud mandibular (Fig. 3.15). En la zona externa y en las superficies dorsal y ventral (en la zona lateral externa) de la mandíbula aparecen de forma aislada setas coniformes pequeñas y robustas, de ornamentación muy suave. En la zona lateral de la inserción mandibular existe un conjunto de dolichaster agrupados, muy robustos y largos (más de cinco veces en longitud su diámetro), con superficie ornamentada acusadamente, con numerosas líneas longitudinales y dentículos puntiagudos (Fig. 3.16-A). Los palpos labiales son oscuros (Fig. 3.15). Los palpómeros segundo y cuarto son más largos que el tercer palpómero (Figs. 3.16-A). En el segmento basal aparecen pequeñas setas filiformes gruesas, con ornamentación suave de muchas líneas longitudinales y dentículos muy pequeños. Junto a estas, se observan dolichaster cortos (dos a tres veces su diámetro en longitud) y bien ornamentados, de forma similar a los de la región ventral de la cabeza (Fig. 3.16-A). Los dolichaster en la zona superior de este segmento son mucho más grandes (más de cinco veces su diámetro en longitud), y con el mismo tipo de ornamentación. También en la zona superior de este segmento existen algunas setas truncadas de ornamentación algo más marcada, con dentículos puntiagudos. Palpómeros segundo y tercero con dos setas filiformes, ornamentadas igualmente que las del palpómero basal (Fig. 3.16-A).

El tórax está en la parte dorsal densamente cubierto de setas coniformes cortas y robustas (Figs. 3.15, 3.16-C); dolichaster largos (unas cinco veces su diámetro en longitud), y algunos dolichaster cortos (dos a tres veces más largos que su diámetro). La superficie de todas ellas es notablemente ornamentada con numerosas líneas longitudinales y grandes dentículos puntiagudos. También aparecen setas filiformes hacia los laterales, muy alargadas en los procesos setíferos, bien ornamentadas aunque de forma menos acusada que los dolichaster (Figs. 3.15, 3.16-D). Los espiráculos mesotorácicos crecen en tubérculo, y son subcilíndricos (Figs. 3.15, 3.16-D). Los procesos setíferos mesotorácicos son el primer par pedunculado y el segundo par subpedunculado (Fig. 3.15).

Las patas son de color pálido, a menudo amarillas (Fig. 3.15). Están cubiertas con setas filiformes oscuras, no ornamentadas.

En el abdomen, la parte dorsal posee una serie de marcas oscuras circulares en la zona media y el área central pálida, creando un patrón anulado (Fig. 3.15). Dorsalmente existen numerosas setas truncadas, de superficie muy ornamentada con dentículos puntiagudos (Fig. 3.16-E). También hay dolichaster con la misma ornamentación muy marcada, variables en tamaño (longitud dos-tres a cinco veces su diámetro de longitud); y setas plumosas largas y gruesas, con poca ramificación (Fig. 3.16-E). En los procesos setíferos se encuentran setas filiformes similares en tamaño y superficie a las de los procesos setíferos mesotorácicos. La superficie ventral del abdomen presenta setas filiformes estrechas de ornamentación débil, intercaladas con setas plumosas similares a las de la zona dorsal, aunque algo más pequeñas. Procesos setíferos no muy prominentes. Espiráculos abdominales marrones, ligeramente

elevados (Fig. 3.15). Esternito VIII provisto con procesos odontoides (Figs. 1.12-B, 3.15). Esternito IX con un par de setas excavadoras situadas en la zona posterior del esternito, puntiagudas y sin ninguna ornamentación en su superficie (Fig. 3.16-F). Los rastrillos son prominentes, y están armados con cuatro pares de setas excavadoras subiguales, acabadas en punta y sin presentar superficie ornamentada (Figs. 1.12-B, 3.15, 3.16-F).

Biología: estas larvas fueron colectadas en bosques mediterráneos y matorrales, en la base de árboles y bajo piedras. Las larvas de *D. tetragrammicus* son relativamente comunes en paredes rocosas y bajo salientes rocosos, incluso habitan estructuras artificiales, ya que han sido observadas en muros de piedra y en depósitos de detritos en el borde de edificios. De hecho, Acevedo *et al.* (2013) indican que en un talud arenoso en Francia, 15 larvas de primer estadio fueron detectadas enterradas en contacto directo en un hueco muy pequeño, representando seguramente el lugar de ovoposición de un ejemplar femenino. Estas larvas no mostraron signos de canibalismo o agresividad entre ellas.

Comportamiento: depredadores al acecho, permanecen enterradas completamente esperando a sus presas, a veces asomando por encima del sustrato las mandíbulas; son capaces de andar hacia delante y hacia atrás rápidamente.

Clave de identificación de las especies íbero-baleares del género *Distoleon*.

1. Coloración general del cuerpo marrón oscuro; zona dorsal de la cabeza sin manchas grandes; zona ventral de la cabeza con grandes marcas (Fig. 3.15).....*D. tetragrammicus*

- Coloración general del cuerpo ocre; zona dorsal de la cabeza con grandes manchas; zona ventral de la cabeza sin marcas (Figs. 3.12, 3.13).....*D. annulatus*

Diagnosis de los estadios larvarios del género del género *Neuroleon* Navás, 1909.

Margen anterior del clipeo-labro con una pequeña incisión media; mandíbulas equipadas con tres dientes equidistantes; cabeza dorsalmente cubierta por dolichaster; pronoto cubierto con dolichaster y setas plumosas; espiráculos mesotorácicos cónicos, nacen en tubérculo; dorsalmente el abdomen presenta dolichaster, setas truncadas y setas plumosas; espiráculos abdominales ligeramente elevados; primer par de procesos setíferos mesotorácicos pedunculados, segundo par subpedunculados; esternito abdominal VIII con procesos odontoides ligeramente desarrollados; esternito abdominal IX equipado con dos pequeños rastrillos cada uno de los cuales porta cuatro setas excavadoras acabadas en punta roma, en las que la seta interna es menos de la mitad de tamaño que el resto.

Las larvas de este género han sido descritas anteriormente para las especies *N. arenarius*, *N. assimilis*, *N. egenus*, *N. microstenus*, *N. nemausiensis* y *N. ocreatus* (Auber, 1956a; Steffan, 1965, 1971, 1975; Devetak *et al.*, 2010a; Badano y Pantaleoni, 2014). Sin embargo, teniendo en cuenta que el número de especies descritas es de aproximadamente 123, es un género pobremente conocido en este aspecto. Se había

estudiado con microscopía electrónica solamente la especie *Neuroleon microstenus* (Lipovsek *et al.* 2009; Devetak *et al.* 2010a). Las larvas de *Neuroleon* son muy homogéneas en su morfología general, careciendo de diferencias morfológicas notables útiles para diferenciarlas entre ellas mismas.

***Neuroleon arenarius* Navás, 1904.**

La larva de esta especie fue descrita por primera vez por Badano y Pantaleoni 2014. Primera vez que es estudiada a microscopía electrónica.

Material estudiado.

España. Ávila: Navalperal de Tormes, 28.X.1990, 1 larva de tercer estadio, M. Costas leg. Cádiz: Estación de la Almoraima, 25.V.2012, 1 larva de tercer estadio.

Descripción (Figs. 3.17, 3.18).

Tamaño: longitud del cuerpo 8.20 mm; longitud cápsula cefálica 1.80 mm (1.68–1.86), anchura cápsula cefálica 1.44 mm (1.35–1.52), longitud mandibular 1.57 mm (1.37–1.72), anchura cápsula cefálica / longitud cápsula cefálica 0.80, longitud mandibular / longitud cápsula cefálica 0.87.

Coloración general ocre, parecida al color de la arena, con manchas y puntos marrones; setas del cuerpo mayoritariamente negras (Fig. 3.17).

Cabeza con marcas marrones en su parte dorsal muy distintivas: dos líneas anteriores convergentes que recorren desde los surcos antenales hacia la porción media, alcanzando dos marcas posteriores y creando un patrón típico en forma de V; márgenes de la cabeza con líneas marrones, zona ventral con un área oscura en la inserción de las mandíbulas (Fig. 3.17).

La cabeza es más larga que ancha (Fig. 3.17). La zona dorsal está densamente cubierta de dolichaster pálidos, de longitud variable (dos a cinco veces su diámetro de longitud), y marcadamente ornamentados, con numerosas líneas longitudinales y dentículos agudos aunque no demasiado grandes (Figs. 3.17, 3.18-A). La zona ventral muestra numerosos dolichaster estrechos con ornamentación muy débil (Figs. 3.17, 3.18-B). El margen anterior del clipeo-labro posee una pequeña incisión media; aquí crecen dolichaster más robustos y largos pero de la misma ornamentación a los de la zona dorsal, consistente en numerosas líneas longitudinales con dentículos agudos aunque no muy grandes (Figs. 3.17, 3.18-B). Las antenas son más largas que el tubérculo ocular (Fig. 3.17). Los tubérculos oculares son prominentes (Fig. 3.17). Aparecen en ellos setas filiformes gruesas, de tamaño variable ligeramente estrechadas hacia su ápice, con superficie ornamentada con numerosas líneas longitudinales y dentículos pequeños. También algunos dolichaster en la zona basal similares a los del dorso de la cabeza.

Las mandíbulas son de coloración marrón (Fig. 3.17). Son comparativamente robustas, más cortas que la cápsula cefálica. Están equipadas con tres dientes equidistantes (Fig. 3.17). Setas mandibulares interdentes: (~4)(1)(1)(0) (Fig. 3.17). Dichas setas son coniformes, más pequeñas las que se encuentran entre la base mandibular y el diente basal, y robustas las que se encuentran entre los dientes basal y medio, y medio y apical; todas ellas presentan una ornamentación en superficie muy

poco marcada. El margen exterior mandibular presenta setas filiformes finas de diversos tamaños, que llegan hasta algo más de la mitad de la longitud mandibular, y están escasamente ornamentadas en superficie. Intercaladas con ellas, hay setas coniformes pequeñas y robustas, de ornamentación muy suave, presentes tanto en la zona externa, como en la superficie dorsal de la mandíbula, siempre de forma aislada. En la zona lateral de la inserción mandibular aparece un conjunto de dolichaster agrupados, muy robustos y largos (más de cinco veces en longitud su diámetro), con superficie ornamentada notablemente, con numerosas líneas longitudinales marcadas y dentículos puntiagudos (Fig. 3.18-B). Los palpos labiales son marrones oscuro (Fig. 3.17). El cuarto palpómero es mayor que el segundo y el tercero juntos. Los palpómeros segundo al cuarto son mayores a la anchura de la base de la mandíbula (Figs. 3.17, 3.18-B). El palpómero basal muestra dolichaster de diverso tamaño (desde longitud dos veces el diámetro hasta más de cinco veces, siendo los mayores los de la zona superior), de superficie ornamentada con líneas longitudinales marcadas y dentículos grandes y puntiagudos. Los palpómeros segundo y tercero con dos setas filiformes ornamentadas suavemente, con muchas líneas longitudinales y dentículos muy pequeños (Fig. 3.18-B).

El tórax está densamente cubierto con dolichaster (Figs. 3.17, 3.18-C, 3.18-D), que presentan una ornamentación similar a los de la zona dorsal de la cápsula cefálica. También hay algunas setas coniformes robustas con ornamentación similar a los dolichaster en toda su superficie; intercaladas con pocas setas plumosas finas y alargadas con escasa ramificación, y setas filiformes largas hacia los laterales, muy largas en los procesos setíferos, con una ornamentación marcada de líneas longitudinales y dentículos puntiagudos (Figs. 3.17, 3.18-C, 3.18-D). Espiráculos mesotorácicos marrones-rojizo, cónicos, nacen en tubérculo (Figs. 3.17, 3.18-C). Primer par de procesos setíferos mesotorácicos pedunculados, segundo par subpedunculados (Figs. 3.17, 3.18-C).

Las patas pálidas presentan setas filiformes no ornamentadas (Figs. 3.17).

La zona dorsal del abdomen está densamente cubierta de dolichaster, setas truncadas (de ornamentación similar a los dolichaster) y setas plumosas, todas ellas similares a las presentes en el tórax aunque en mayor densidad (Figs. 3.17, 3.18-E). Los procesos setíferos presentan setas filiformes muy alargadas, con una ornamentación similar a las de los procesos setíferos torácicos, aunque más débil. En la zona ventral, hay setas filiformes estrechas, con escasa ornamentación superficial, y algunas setas plumosas intercaladas (Fig. 3.18-F). Los espiráculos abdominales están ligeramente elevados (Fig. 3.17). El esternito abdominal VIII tiene procesos odontoides ligeramente desarrollados (Fig. 3.17). El esternito abdominal IX presenta algunas setas excavadoras cortas y aisladas en la zona subterminal, sin superficie ornamentada (Figs. 3.17, 3.18-F). Poseen dos pequeños rastrillos, cada uno portando cuatro setas excavadoras, donde las setas internas son más cortas que el resto, y todas acaban ligeramente en punta roma (Figs. 3.17, 3.18-F).

El patrón de coloración de la zona dorsal de la cabeza es único en esta especie.

Biología: esta especie ha sido encontrada en ambientes mediterráneos abiertos como matorrales, bosques abiertos, pastizales, bajo salientes rocosos, e incluso en dunas arenosas costeras en condiciones de sombra.

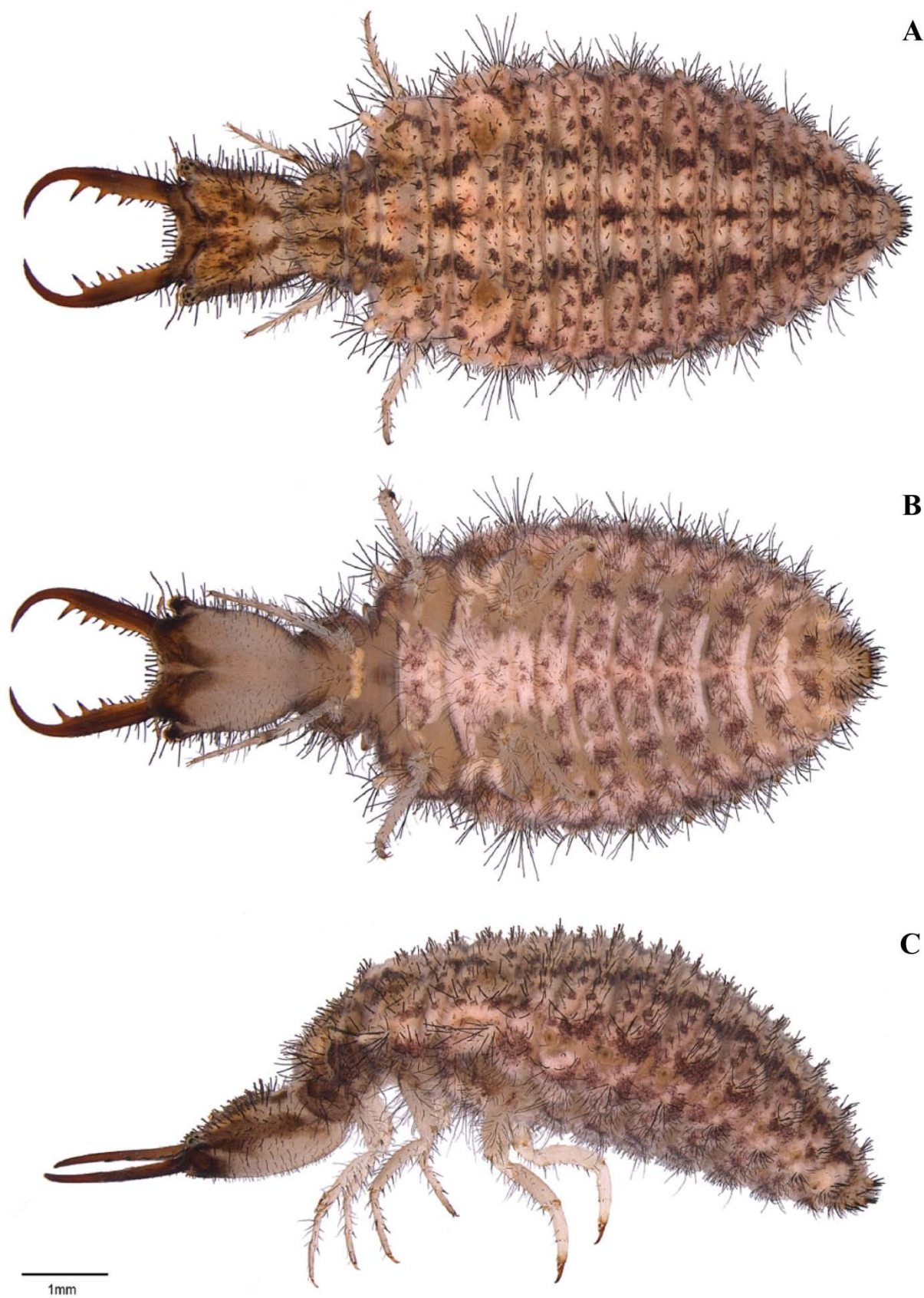


Figura 3.17. *Neuroleon arenarius* Navás, 1904, tercer estadio larvario. A: vista dorsal; B: vista ventral; C: vista lateral (según Badano y Pantaleoni, 2014).

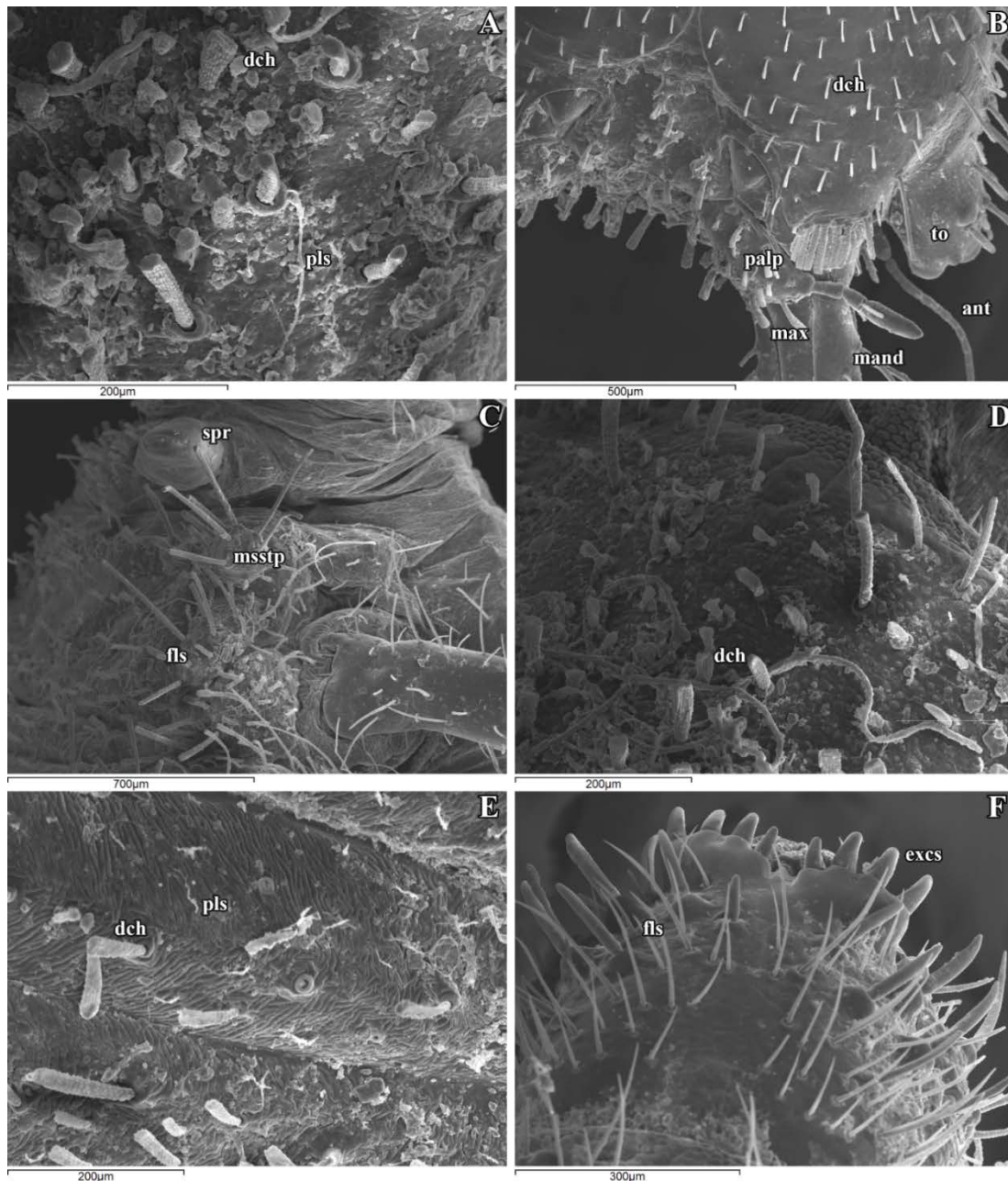


Figura 3.18. Imágenes en SEM del tercer estadio larvario de *Neuroleon arenarius* Navás, 1904. A: detalle de las setas de la zona media de la cabeza, vista dorsal; B: palpo labial, y zona de inserción de la mandíbula y la maxila, vista ventral; C: zona lateral del mesotórax, con los procesos setíferos mesotorácicos, vista lateral; D: detalle de las setas del pronoto, vista dorsal; E: setas de la zona dorsal del abdomen, vista dorsal; F: extremo abdominal, vista ventral. Abreviaturas: ant: antenas; dch: dolichasters; excs: setas excavadoras; fls: setas filiformes; mand: mandíbula; max: maxila; msstp: procesos setíferos mesotorácicos; palp: palpo labial; pls: setas plumosas; spr: espiráculo respiratorio; to: tubérculo ocular.

Comportamiento: depredadores al acecho, permanecen enterradas completamente esperando a sus presas, a veces asomando por encima del sustrato las mandíbulas; son capaces de andar hacia delante y hacia atrás rápidamente.

***Neuroleon egenus* (Navás, 1914).**

La larva de *N. egenus* fue descrita e ilustrada por Steffan (1965, 1971, 1975), en la primera descripción erróneamente identificada como *N. nemausiensis* (ver esta especie).

Material estudiado.

España. Alicante: El Pinet, 18.VII.2013, 1 larva de tercer estadio. Badajoz: Fregenal de la Sierra, 19.VI.2012, 2 larvas de tercer estadio (1 larva criada hasta imago), Santa Marta de los Barros, 19.VI.2012, 2 larvas de tercer estadio (ambas criadas hasta imago). Cádiz: Algodonales, 26.V.2012, 2 larvas de tercer estadio (criadas hasta imago), Benalmahoma, 15.VIII.1976, 1 larva de tercer estadio, V. J. Monserrat leg., Bolonia, 8.V.2015, 4 larvas de tercer estadio; Estación de la Almoraima, 25.V.2012, 1 larva de tercer estadio; La Barrosa, 6.IV.2015, 3 larvas de tercer estadio; Los Alcornocales, 21.VI.2012, 3 larvas de tercer estadio (una criada hasta imago); Pinsapar de Grazalema, 22.VI.2012, 2 larvas de tercer estadio (criadas hasta imago). Ciudad Real: Navas de Estena, P.N. Cabañeros, 8.VI.2012, 7 larvas de tercer estadio (2 de ellas criadas hasta imago), 2 larvas de 2º estadio, 20.VI.2014, 2 larvas de 2º estadio, 25.VII.2014, 2 larvas de tercer estadio (criadas hasta imago). Huelva: La Corte, 19.VI.2012, 1 larva de tercer estadio (criada hasta imago). Toledo: El Borril, 26.V.2011, 1 larva de tercer estadio.

Descripción (Figs. 3.19, 3.20).

Tamaño: longitud del cuerpo 9.20 mm; longitud cápsula cefálica 1.96 mm (1.68–2.3), anchura cápsula cefálica 1.58 mm (1.38–1.99), longitud mandibular 1.81 mm (1.54–1.99), anchura cápsula cefálica / longitud cápsula cefálica 0.83, longitud mandibular / longitud cápsula cefálica 0.88.

Coloración general marrón con manchas más oscuras, ventralmente más pálido con un patrón oscuro; setas del cuerpo negras (Fig. 3.19).

Cápsula cefálica con pequeñas manchas en la zona dorsal, surcos antenales bordeados por marcas marrones oscuro, área occipital con una marca en forma de V, zonas laterales con marcas oscuras, zona ventral de la cabeza con puntos oscuros bordeando la gula y un par de pequeñas líneas medias paralelas (Fig. 3.19).

La cabeza es más larga que ancha (Fig. 3.19). La zona dorsal está cubierta de dolichaster esparcidos, algunos pequeños (más o menos de longitud dos veces su diámetro) y otros más grandes (cinco o más veces su diámetro en longitud); todos ellos muy ornamentados, con líneas longitudinales y dentículos puntiagudos no excesivamente grandes (Fig. 3.20-A). La zona ventral muestra numerosos dolichaster estrechos (Figs. 3.19, 3.20-B), sin ornamentación tan acusada como en la zona dorsal. El margen anterior del clípeo-labro posee una pequeña incisión media; en esa zona aparecen dolichaster muy largos y robustos, con superficie similar a los de la zona dorsal, mostrando dentículos puntiagudos aunque no demasiado grandes (Figs. 3.19, 3.20-B). Las antenas son estrechas, más largas que el tubérculo ocular (Fig. 3.19). Los

tubérculos oculares son prominentes (Fig. 3.19). En ellos aparecen setas filiformes gruesas, de tamaño variable, algo más estrechas hacia el extremo, con superficie ornamentada con numerosas líneas longitudinales y denticulos poco marcados. Además hay algunos dolichaster en la zona basal similares a los del dorso de la cabeza.

Las mandíbulas son marrones, con un punto marrón oscuro en su base (Fig. 3.19). Están equipadas con tres dientes, y son ligeramente más cortas que la cápsula cefálica. Setas mandibulares interdentes: (+4)(1)(1-2)(0) (Fig. 3.19). Dichas setas son coniformes; mucho más robustas y largas las que se encuentran entre los dientes que las que aparecen entre la base mandibular y el diente basal, que son más estrechas. La ornamentación de estas setas en superficie muy poco acusada. Existen pocas setas filiformes en el margen externo de la mandíbula, finas y de diversos tamaños (Figs. 3.19, 3.20-B), que llegan hasta algo más de la mitad de la longitud mandibular y muestran suave ornamentación. También se observan setas coniformes cortas y robustas, de ornamentación muy suave, que además se encuentran en la superficie dorsal y ventral (en el lateral externo) de la mandíbula de forma aislada (Fig. 3.20-B). En la zona lateral externa de la inserción mandibular, hay un conjunto de dolichaster agrupados, muy robustos y largos (más de cinco veces en longitud su diámetro), con superficie ornamentada acusadamente de numerosas líneas longitudinales marcadas y denticulos puntiagudos (Fig. 3.20-B). Los palpos labiales son marrones (Fig. 3.19). El cuarto palpómero es de mayor tamaño que el segundo y el tercero juntos (Figs. 3.19, 3.20-B). Los palpómeros segundo al cuarto son mayores a la anchura de la base de la mandíbula. El palpómero basal posee dolichaster de diverso tamaño (desde longitud dos veces el diámetro hasta más de cinco veces siendo estos últimos los situados en la zona superior), cuya ornamentación en superficie presenta líneas longitudinales marcadas y denticulos grandes y puntiagudos (Fig. 3.20-B). Los palpómeros segundo y tercero presentan dos setas filiformes ornamentadas débilmente, con muchas líneas longitudinales y denticulos muy pequeños (Fig. 3.20-B).

El tórax está dorsalmente cubierto con dolichaster de diverso tamaño, que presentan el mismo tipo de ornamentación a los presentes en la zona dorsal de la cabeza (Figs. 3.19, 3.20-C 3.20-D). Aparecen asimismo algunas setas coniformes robustas, con ornamentación similar a los dolichaster en toda su superficie (desde la base al ápice de la seta) (Figs. 3.19, 3.20-C 3.20-D). Intercaladas, se observan setas plumosas no demasiado alargadas, finas y apenas ramificadas; y setas filiformes hacia las zonas laterales, siendo las de los procesos setíferos las más largas, mostrando una ornamentación marcada con líneas longitudinales y denticulos puntiagudos (Fig. 3.20-C). Los espiráculos mesotorácicos son marrones, cónicos, nacen en tubérculo (Figs. 3.19, 3.20-C). El primer par de procesos setíferos mesotorácicos es pedunculado, el segundo par subpedunculado (Fig. 3.19).

Las patas son pálidas (Fig. 3.19). Presentan setas filiformes no ornamentadas.

El abdomen presenta la zona dorsal cubierta de numerosos dolichaster, y setas truncadas y plumosas muy similares a las torácicas de cada tipo (Figs. 3.19, 3.20-E). También hay setas filiformes hacia los laterales, donde en los procesos setíferos se encuentran las más alargadas, de ornamentación algo más débil a las filiformes de la región torácica (Fig. 3.19). Ventralmente existen setas filiformes estrechas, suavemente ornamentadas (Figs. 3.19, 3.20-F). Los espiráculos abdominales están ligeramente en relieve (Fig. 3.19). El esternito abdominal VIII presenta procesos odontoides ligeramente desarrollados (Figs. 3.19, 4.7-C). El esternito abdominal IX

está cubierto con pocas setas excavadoras, ligeramente puntiagudas y sin presentar ornamentación (Figs. 3.19, 3.20-F). Poseen dos rastrillos, cada uno de los cuales porta cuatro setas excavadoras, siendo la seta interna más corta que el resto; todas estas setas similares a las setas excavadoras situadas en la zona ventral de este segmento (Figs. 3.19, 3.20-F).

Las pequeñas rayas paralelas en la zona ventral de la cápsula cefálica permiten fácilmente discriminar esta especie de sus congéneres.

Biología: las larvas suelen encontrarse en la base de árboles donde pueden ser abundantes, enterradas entre restos vegetales, o entre raíces. También colonizan otros microhábitats, siempre en ambientes protegidos, como bajo salientes rocosos o bajo matorrales. Frecuentemente pueden localizarse en grupos, probablemente sugiriendo un comportamiento de dispersión débil o ausente desde el sitio original de la ovoposición.

Comportamiento: depredadores al acecho, permanecen enterradas completamente esperando a sus presas, a veces asomando por encima del sustrato las mandíbulas; son capaces de andar hacia delante y hacia atrás rápidamente.

Tamaño de los capullos: los capullos que realiza esta especie tienen un diámetro con una media de 7, 65 mm.

***Neuroleon nemausiensis* (Borkhausen, 1791).**

Auber (1956a) describió algunas larvas de *Neuroleon* recolectadas en el sur de Francia como *N. nemausiensis*. Posteriormente Steffan (1965) atribuyó erróneamente a *N. nemausiensis* las larvas de *N. egenus*, como él mismo indicó en un artículo posterior (Steffan 1971), al mismo tiempo que reconocía la descripción previa de Auber (1956a) como de esta especie. Aun así, la descripción original de Auber (1956a) no se corresponde con los ejemplares estudiados aquí ni en Badano y Pantaleoni (2014), cuya identificación está verificada por medio de los adultos, por lo tanto no es posible saber la identidad real de las larvas observadas por él. Inversamente, Steffan (1975) ilustró una larva como *N. microstenus* que mostraba un patrón similar de coloración en la cabeza a la de *N. nemausiensis*, aunque no lo crió para su identificación. En consecuencia, la primera descripción contrastada de la larva de *N. nemausiensis* fue la realizada por Badano y Pantaleoni 2014. Primera vez que es estudiada por medio de microscopía electrónica.

Material estudiado.

España. Cádiz: Los Alcornocales, 7.IV.2015, 1 larva de tercer estadio. Granada: Castell de Ferro, 6.VII.2015, 1 larva de tercer estadio; La Herradura, 27.IX.2009, 7 larvas neonatas, V.J. Monserrat leg.; 9.VII.2013, 1 larva de tercer estadio., F. Acevedo, V. J. Monserrat y D. Badano legs.

Descripción (Figs. 1.9, 3.21, 3.22).

Tamaño: longitud del cuerpo 8.08 mm; longitud cápsula cefálica 1.90 mm (1.70–2.15), anchura cápsula cefálica 1.50 mm (1.40–1.58), longitud mandibular 1.62 mm (1.60–1.77), anchura cápsula cefálica / longitud cápsula cefálica 0.79, longitud mandibular / longitud cápsula cefálica 0.85.

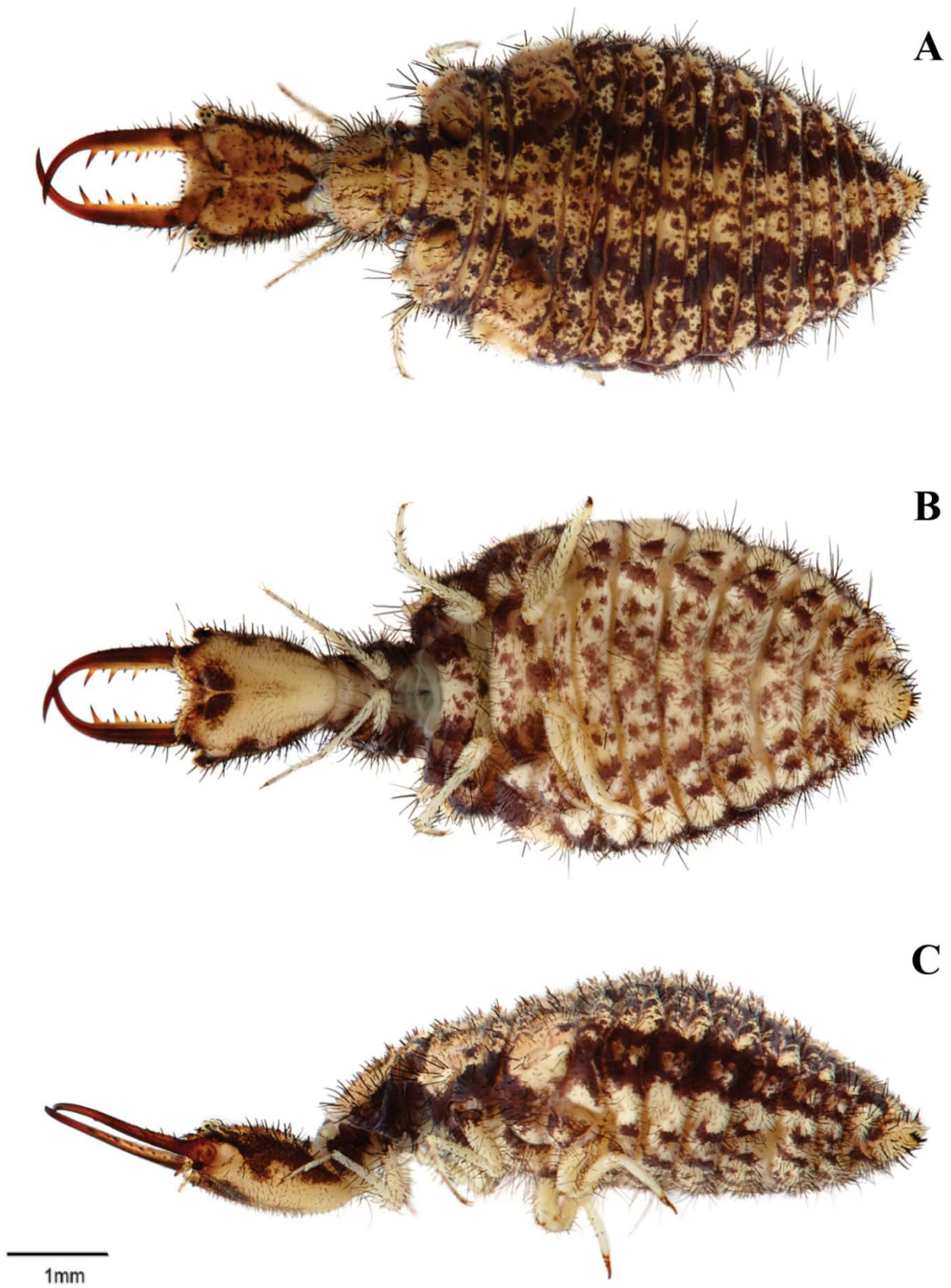


Figura 3.19. *Neuroleon egenus* (Navás, 1914), tercer estadio larvario. A: vista dorsal; B: vista ventral; C: vista lateral.

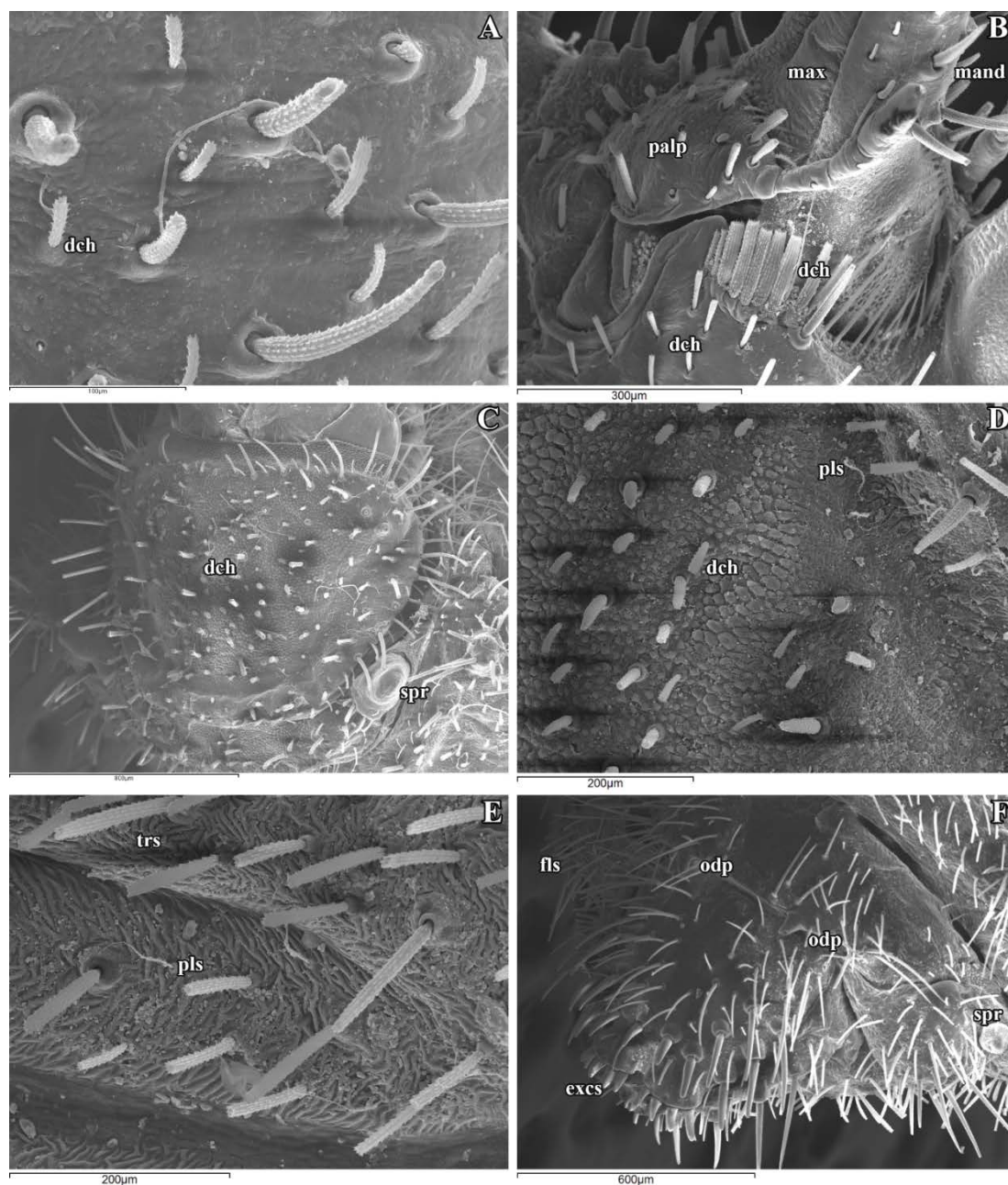


Figura 3.20. Imágenes en SEM del tercer estadio larvario de *Neuroleon egenus* (Navás, 1914). A: detalle de las setas de la zona media de la cabeza, vista dorsal; B: palpo labial, y zona de inserción de la mandíbula y la maxila, vista latero-ventral; C: pronoto y región anterior del mesotórax, vista dorsal; D: detalle de las setas del pronoto, vista dorsal; E: setas de la zona dorsal del abdomen, vista dorsal; F: extremo abdominal, vista ventral. Abreviaturas: dch: dolichasters; excs: setas excavadoras; fls: setas filiformes; mand: mandíbula; max: maxila; odp: procesos odontoides; palp: palpo labial; pls: setas plumosas; spr: espiráculo respiratorio; trs: setas truncadas.

Coloración general marrón amarillento con manchas marrones oscuras, ventralmente muy pálido sin áreas oscuras contratadas; setas del cuerpo negras (Figs. 1.9, 3.21).

La cápsula cefálica presenta en la zona dorsal una mancha oscura visible en forma de V, surcos antenales rodeados de marrón oscuro, zonas laterales con grandes marcas oscuras, parte ventral completamente pálida excepto el área labial que es marrón oscura y un par de marcas oscuras bordeando la gula (Figs. 1.9, 3.21).

La cabeza es más larga que ancha (Fig. 3.21). La zona dorsal está densamente cubierta por dolichaster pequeños (de tamaño desde dos-tres veces su diámetro hasta cinco veces), todos muy ornamentados, con líneas longitudinales marcadas y dentículos muy puntiagudos aunque no demasiado grandes (Figs. 3.21, 3.22-A). La zona ventral presenta numerosos dolichaster delgados sin apenas ornamentación (Figs. 3.21, 3.22-B). El margen anterior del clípeo-labro posee una pequeña incisión media (Figs. 3.21, 3.22-B). En esta zona crecen dolichaster muy robustos y grandes (los mayores del cuerpo) con una ornamentación en superficie similar a los de la zona dorsal, con dentículos puntiagudos aunque no demasiado grandes (Fig. 3.22-B). Las antenas son largas y delgadas, más largas que el tubérculo ocular (Fig. 3.21). Los tubérculos oculares son prominentes (Fig. 3.21). Aparecen aquí setas truncadas gruesas y de tamaño variable en la zona basal, y aisladamente entre los estemas, ornamentadas con numerosas líneas longitudinales y dentículos poco marcados en su superficie. También hay algunos dolichaster en la zona basal similares a los de la zona dorsal de la cabeza.

Las mandíbulas son marrón oscuro, con el área mediana más pálida y un punto oscuro basal (Fig. 3.21). Son comparativamente delgadas, ligeramente más cortas que la cápsula cefálica. Están equipadas con tres dientes equidistantes (Fig. 21). La distancia entre la base mandibular y el diente basal es más corta que la distancia entre los dientes basal y apical. Setas mandibulares interdentes: (+4)(1-2)(1)(0) (Fig. 21). Estas setas son coniformes, más robustas y grandes las que se encuentran entre los dientes que las que aparecen entre la base mandibular y el diente basal; su ornamentación en superficie es muy poco acusada. Algunas setas filiformes están presentes en la parte exterior de la mandíbula, finas y de diversos tamaños, que llegan hasta algo más de la mitad de la mandíbula, con suave ornamentación en su superficie. También existen setas coniformes cortas y robustas, de ornamentación muy suave, en margen externo y en la superficie dorsal y ventral (en el lateral externo) de la mandíbula. En la zona lateral externa de la inserción mandibular poseen un conjunto de dolichaster agrupados, muy robustos y largos (más de cinco veces en longitud su diámetro), con superficie ornamentada acusadamente de numerosas líneas longitudinales marcadas y dentículos puntiagudos. Los palpos labiales son marrones oscuros (Fig. 3.21). El cuarto palpómero es mayor que el segundo y el tercero juntos (Fig. 3.21). Los palpómeros segundo al cuarto son mayores a la anchura de la base de la mandíbula. El palpómero basal posee dolichaster de longitud variable (desde longitud dos veces el diámetro hasta más de cinco veces), los más largos están situados en la zona superior del segmento (Fig. 3.22-B); tienen una ornamentación en superficie de líneas longitudinales marcadas y dentículos grandes y puntiagudos. Los palpómeros segundo y tercero muestran dos setas filiformes escasamente ornamentadas, con muchas líneas longitudinales y pequeños dentículos.

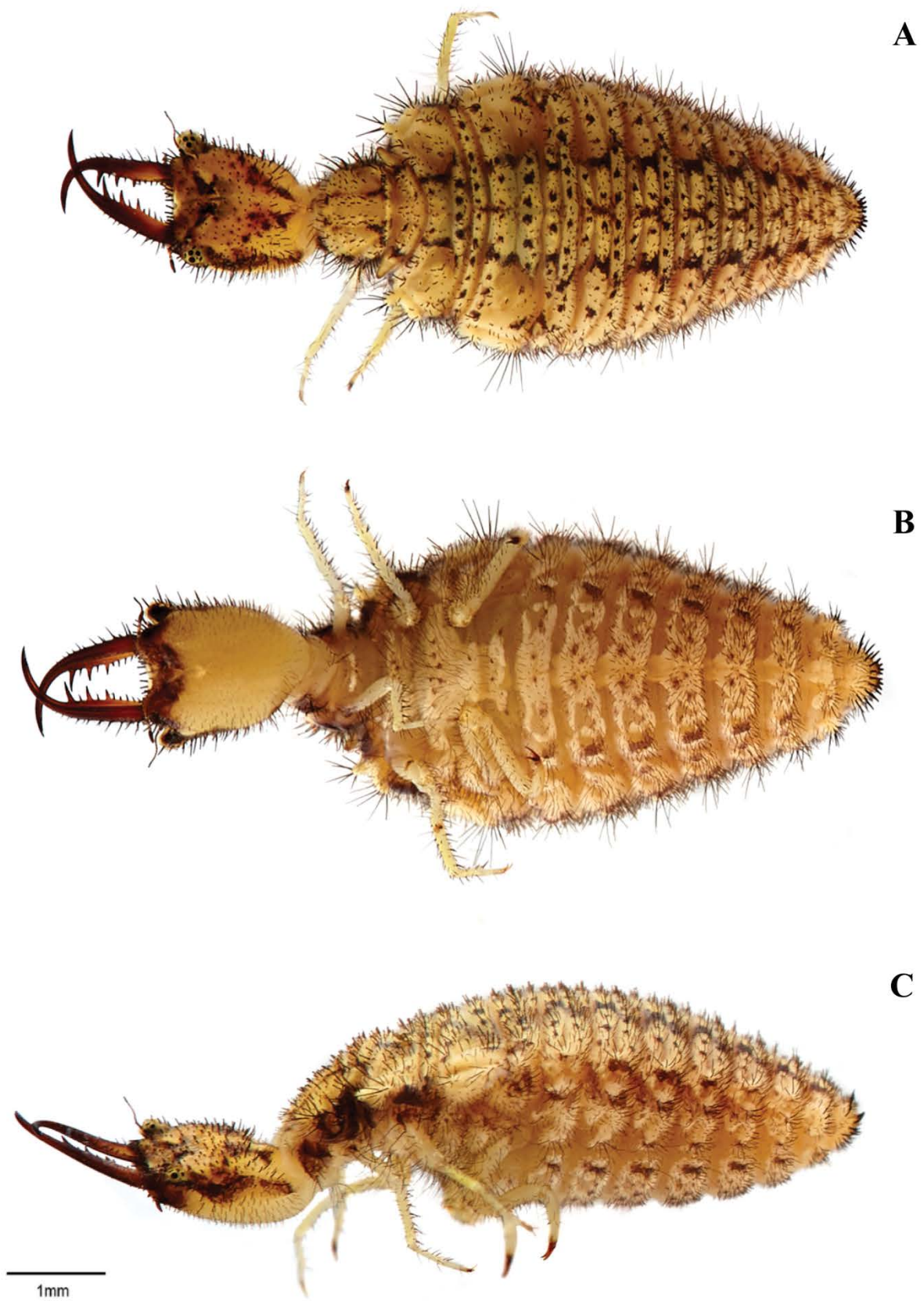


Figura 3.21. *Neuroleon nemausiensis* (Borkhausen, 1791), tercer estadio larvario. A: vista dorsal; B: vista ventral; C: vista lateral.

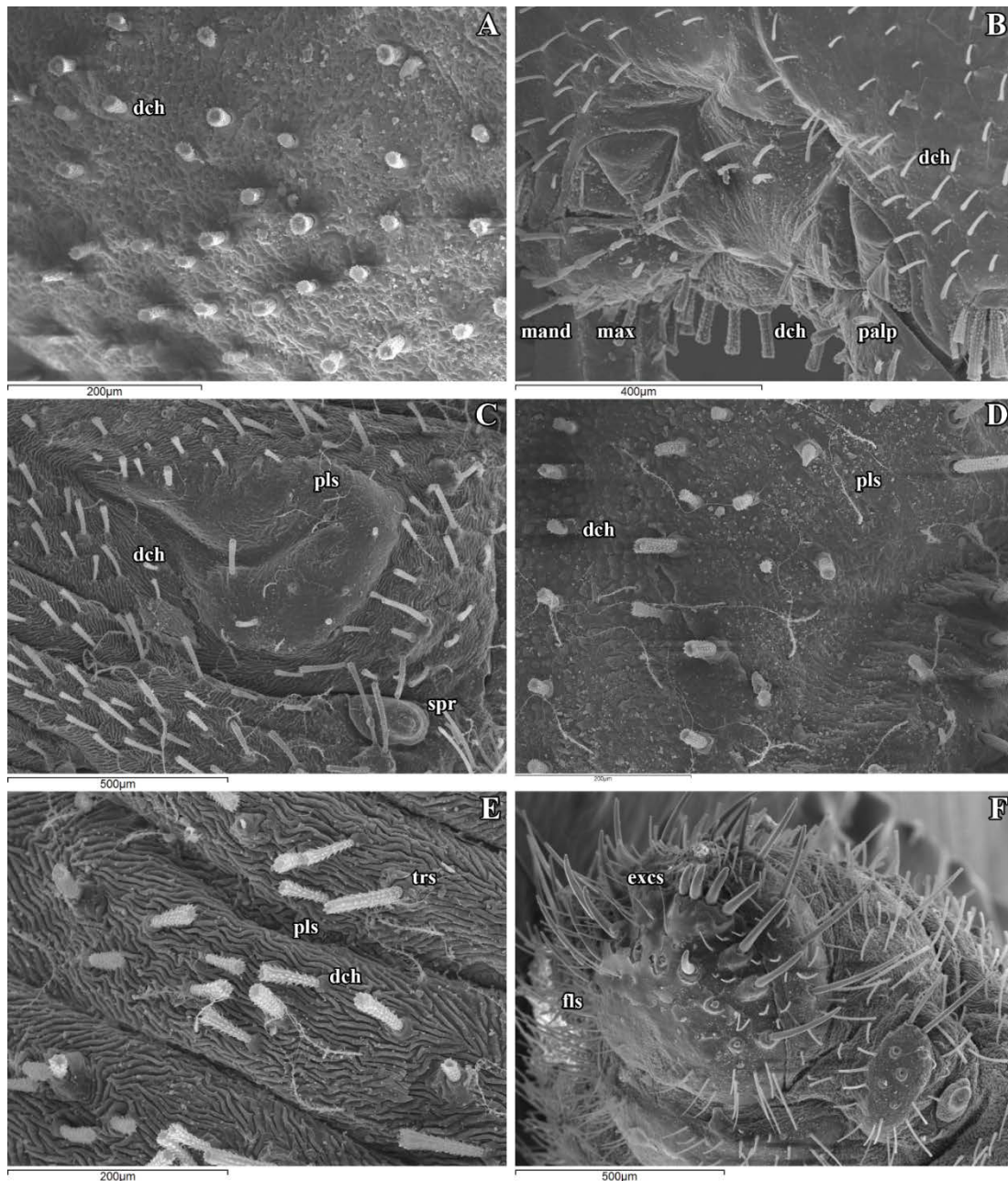


Figura 3.22. Imágenes en SEM del tercer estadio larvario de *Neuroleon nemausiensis* (Borkhausen, 1791). A: detalle de las setas de la zona media de la cabeza, vista dorsal; B: detalle de la región anterior de la cabeza, con el clípeo-labro y la inserción de la mandíbula y la maxila, vista ventral; C: región posterior del metatórax y zona anterior del abdomen, vista latero-dorsal; D: detalle de las setas del pronoto, vista dorsal; E: setas de la zona dorsal del abdomen, vista dorsal; F: extremo abdominal, vista latero-caudal. Abreviaturas: dch: dolichasters; excs: setas excavadoras; fls: setas filiformes; mand: mandíbula; max: maxila; palp: palpo labial; pls: setas plumosas; spr: espiráculo respiratorio; trs: setas truncadas.

El tórax está cubierto con dolichaster, de ornamentación similar a los que se encuentran en la zona dorsal de la cabeza (Figs. 3.21, 3.22-C, 3.22-D). También con setas plumosas no demasiado largas, finas y poco ramificadas; y setas filiformes hacia las zonas laterales, las más largas están en los procesos setíferos, y presentan una ornamentación marcada con líneas longitudinales y dentículos puntiagudos (Figs. 3.22-C, 3.22-D). Los espiráculos mesotorácicos son marrones rojizo, cónicos, nacen en tubérculo (Figs. 3.21, 3.22-C). El primer par de procesos setíferos mesotorácicos es pedunculado, el segundo par subpedunculado (Fig. 3.21).

Las patas son pálidas (Fig. 21). Presentan setas filiformes no ornamentadas.

En abdomen, la zona dorsal está cubierta de dolichaster y setas truncadas, ambos tipos de setas muy similares a los dolichaster torácicos en ornamentación (Figs. 3.21, 3.22-E). Muestran también setas plumosas, similares a las torácicas. Todas las setas de la zona dorsal del abdomen se encuentran en mayor densidad que en el dorso del tórax (Figs. 3.21, 3.22-C, 3.22-D). Poseen también setas filiformes en los laterales y en los procesos setíferos, siendo estas últimas las más largas (Fig. 3.21), y con una ornamentación algo más débil a las situadas en los procesos setíferos torácicos. Ventralmente, existen setas filiformes estrechas. Los espiráculos abdominales están ligeramente elevados. El esternito abdominal VIII muestra procesos odontoides ligeramente desarrollados (Fig. 3.21). El esternito abdominal IX está cubierto con pocas setas excavadoras (dos a cuatro) ligeramente acabadas en punta roma, y sin presentar ornamentación (Figs. 3.21, 22-F). Poseen dos rastrillos, portando cada uno cuatro setas excavadoras en las que la interna es la más corta; estas setas son similares en forma y ornamentación a las setas excavadoras ventralmente situadas en el mismo segmento (Figs. 3.21, 3.22-F).

Como el resto de *Neuroleon*, la larva de *N. nemausiensis* es distinguible gracias a la coloración general del cuerpo y el patrón de pigmentación de su cabeza.

Biología: estas larvas parecen ser relativamente generalistas en su elección de microhábitat, habiéndose localizado bajo salientes rocosos, en oquedades, en la base de matorrales y entre piedras mezcladas con restos de sustancias orgánicas.

Comportamiento: depredadores al acecho, permanecen enterradas completamente esperando a sus presas, a veces asomando por encima del sustrato las mandíbulas; son capaces de andar hacia delante y hacia atrás rápidamente.

Tamaño de los capullos: los capullos que realiza esta especie tienen un diámetro con una media de 7,85 mm.

***Neuroleon ocreatus* (Navás, 1904).**

La larva de esta especie fue descrita por primera vez por Auber (1956a), seguido pocos años después por la descripción de Steffan (1965) quien además la incluyó en sus claves de identificación (Steffan, 1971, 1975). En Badano y Pantaleoni se da una nueva descripción aunque no se ilustra. Primera vez que se aportan fotografías de esta especie, y primera vez que se estudia en profundidad mediante microscopía electrónica, aunque en Steffan (1975) aparece una fotografía de una seta del margen del clipeo-labro obtenida en microscopía electrónica de barrido.

Material estudiado.

España. Alicante: El Pinet, 18.VII.2013, 4 larvas de tercer estadio (una criada hasta imago), 21.VII.2014, 2 larvas de tercer estadio (una criada hasta imago); 17.VII.2015, 4 larvas de tercer estadio. Ávila: Las Pozas, 25.VIII.1991, nacen 5 larvas neonatas, V. J. Monserrat leg. Cádiz: Playa de Zahara, Barbate, 2.V.2002, 1 larva de tercer estadio, V. J. Monserrat leg. Jaén: El Centenillo, 2 larvas de tercer estadio.

Descripción (Figs. 3.23, 3.24).

Tamaño: longitud del cuerpo 9.1 mm; longitud cápsula cefálica 2.28 mm (2.21-2.45), anchura cápsula cefálica 1.62-1.89.

Coloración general muy pálida, blanquecino grisáceo con patrones más oscuros; setas del cuerpo principalmente negras (Fig. 3.23).

Cápsula cefálica con la zona dorsal mayoritariamente teñida de dos grandes marcas muy oscuras extendidas hacia los dos lados, una pequeña mancha oscura localizada en los surcos tentoriales; clípeo-labro y el área de los tubérculos oculares sin manchas; zona ventral de la cabeza muy pálida con un área oscura en la inserción de las mandíbulas (Fig. 3.23).

La cabeza es más larga que ancha (Fig. 3.23). Dorsalmente está cubierta de dolichaster de tamaños variables (de dos a más de cinco veces en longitud su diámetro), muy ornamentados con líneas longitudinales y dentículos puntiagudos no demasiado grandes (Figs. 3.23, 3.24-A). Ventralmente aparecen numerosos dolichaster estrechos, y algunas setas filiformes delgadas sin ornamentación acusada (Figs. 3.23, 3.24-B). El margen anterior del clípeo-labro posee una pequeña incisión media. En esta región crecen dolichaster muy robustos y grandes (los mayores del cuerpo), con una superficie ornamentada del mismo modo que los dorsales, con los dentículos puntiagudos aunque no demasiado grandes (Figs. 3.23, 3.24-B). Las antenas son más largas que el tubérculo ocular (Fig. 3.23). Los tubérculos oculares son prominentes (Fig. 3.23). En ellos aparecen setas filiformes de tamaño variable en la zona basal y entre los estemas, algo más estrechas apicalmente y con una superficie ornamentada de numerosas líneas longitudinales y dentículos débilmente marcados. Poseen algunos dolichaster en la zona basal de los tubérculos que son similares a los de la zona dorsal de la cabeza.

Las mandíbulas son marrones, con el ápice oscuro (Fig. 3.23). Están equipadas con tres dientes equidistantes; son comparativamente largas, al menos como la cápsula cefálica. Setas mandibulares interdentes (+4)(1)(1)(0) (Fig. 3.23). Dichas setas son coniformes, bastante más robustas y grandes las que se encuentran entre la base de la mandíbula y el diente basal; y presentan una superficie ornamentada muy débilmente, con líneas longitudinales poco marcadas y dentículos muy pequeños. En el margen externo de la mandíbula aparecen setas filiformes con suave ornamentación, finas y de diversos tamaños que llegan aunque de forma dispersa hasta aproximadamente el último diente (Figs. 3.23, 3.24-B). Existen además setas coniformes cortas y robustas, de ornamentación suave, tanto en el margen externo como en el dorso y en la zona ventral (lateral externo) de la mandíbula. En la zona lateral de la inserción mandibular aparece un conjunto de dolichaster agrupados, muy robustos y largos (más de cinco veces en longitud su diámetro), de superficie ornamentada acusadamente con numerosas líneas longitudinales marcadas y dentículos puntiagudos (Fig. 3.24-B). Palpos labiales marrones oscuro (Fig. 3.23). El palpómero cuarto es de mayor tamaño que el segundo y el tercero juntos (Figs. 3.23, 3.24-B). Los palpómeros segundo al

cuarto son mayores a la anchura de la base de la mandíbula. En el palpómero basal aparecen dolichaster de diferente longitud (desde longitud dos veces el diámetro hasta más de cinco veces), donde los mayores son los que se encuentran en la zona superior de este palpómero; estos dolichaster poseen una superficie ornamentada de forma notable con líneas longitudinales marcadas y dentículos grandes y puntiagudos. Los palpómeros segundo y tercero presentan dos setas filiformes ornamentadas débilmente, con muchas líneas longitudinales y dentículos muy pequeños (Fig. 3.24-B).

El tórax está cubierto con dolichaster de diferentes longitudes, con la ornamentación similar a los que se encuentran en la cabeza dorsalmente; y setas plumosas no demasiado largas, finas y poco ramificadas (Figs. 3.23, 3.24-C, 3.24-D). Hacia las zonas laterales poseen setas filiformes, siendo las de los procesos setíferos las más largas, y mostrando una ornamentación marcada con líneas longitudinales y dentículos puntiagudos. El primer par de procesos setíferos mesotorácicos es pedunculado, el segundo par subpedunculado (Figs. 3.23, 3.24-C). Los espiráculos mesotorácicos son de coloración blanquecina; y son cónicos, nacen en tubérculo (Figs. 3.23, 3.24-C).

Las patas son pálidas (Fig. 3.23), y presentan setas filiformes no ornamentadas.

En el abdomen, la zona dorsal está cubierta con numerosas setas truncadas muy ornamentadas (similares a los dolichaster torácicos), dolichaster y setas plumosas muy similares a las torácicas de cada tipo (Figs. 3.23, 3.24-E). Aparecen setas filiformes en los laterales y en los procesos setíferos, siendo estas últimas más alargadas; su ornamentación es algo más débil a las setas filiformes situadas en los procesos setíferos torácicos. Ventralmente existen setas filiformes estrechas, débilmente ornamentadas (Figs. 3.23, 3.24-F). El esternito abdominal VIII tiene procesos odontoides ligeramente desarrollados (Fig. 3.23). Los espiráculos abdominales son blanquecinos, están ligeramente en relieve (Figs. 3.23). El esternito abdominal IX está cubierto con pocas setas excavadoras aisladas, acabadas en punta roma, y sin presentar ornamentación (Figs. 3.23, 3.24-F). Poseen dos rastrillos equipados con cuatro setas excavadoras cada uno, las setas internas son menores de la mitad de tamaño que el resto; todas ellas similares en forma y ornamentación a las setas excavadoras situadas en el mismo esternito (Figs. 3.23, 3.24-F).

La larva de esta especie es identificable respecto a sus congéneres por la coloración blanquecina de su cuerpo, las grandes marcas oscuras que le cubren la mayor parte de la zona dorsal de la cabeza, y los espiráculos blanquecinos.

Biología: se ha encontrado en la Península Ibérica bajo troncos caídos, en la base de postes de madera y entre restos orgánicos; y muchas veces en dunas costeras.

Comportamiento: depredadores al acecho, permanecen enterradas completamente esperando a sus presas, a veces asomando por encima del sustrato las mandíbulas; son capaces de andar hacia delante y hacia atrás rápidamente.

Tamaño de los capullos Los capullos que realiza esta especie tienen un diámetro con una media de 7, 83 mm.

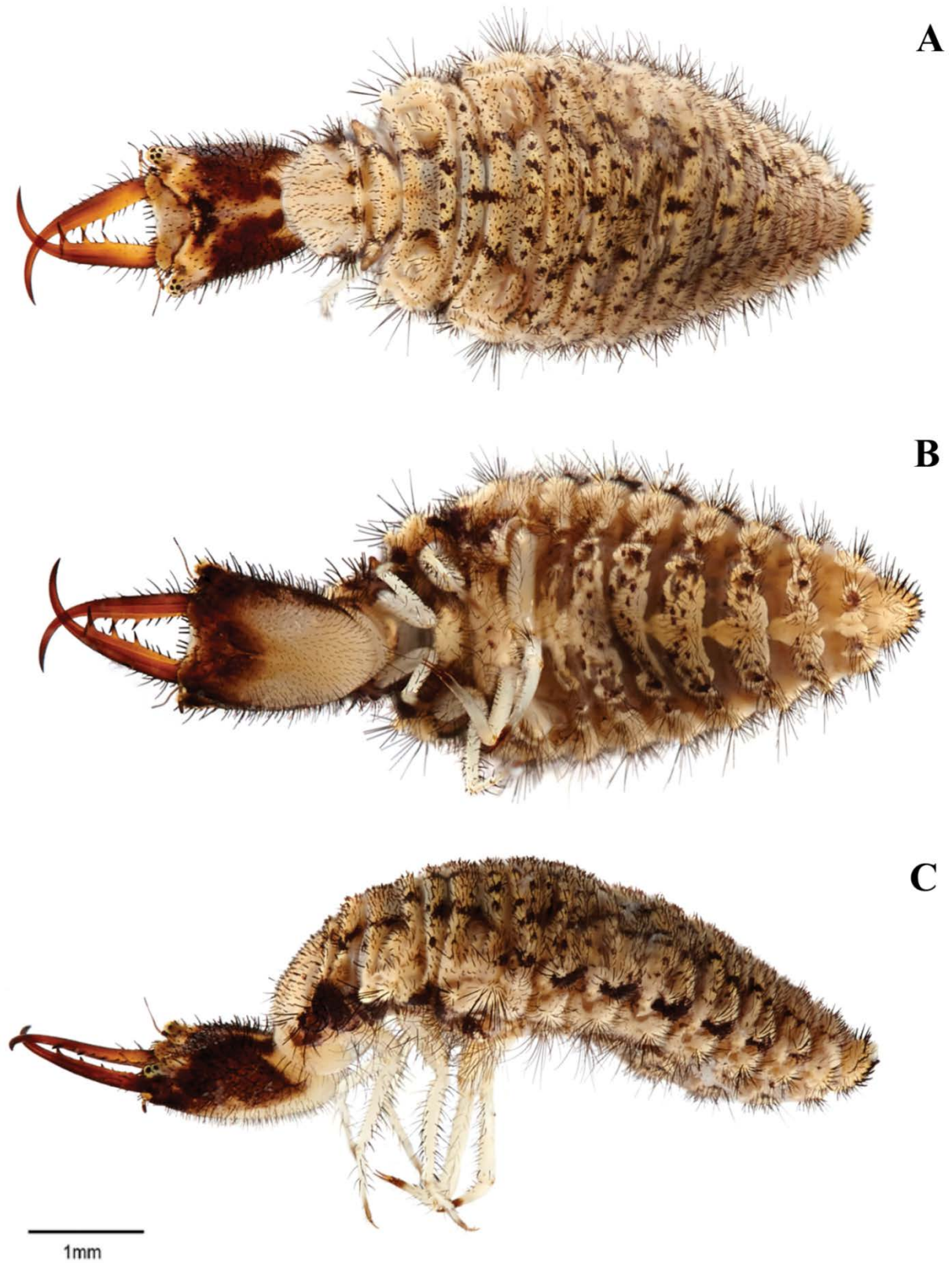


Figura 3.23. *Neuroleon ocreatus* (Navás, 1904), tercer estadio larvario. A: vista dorsal; B: vista ventral; C: vista lateral.

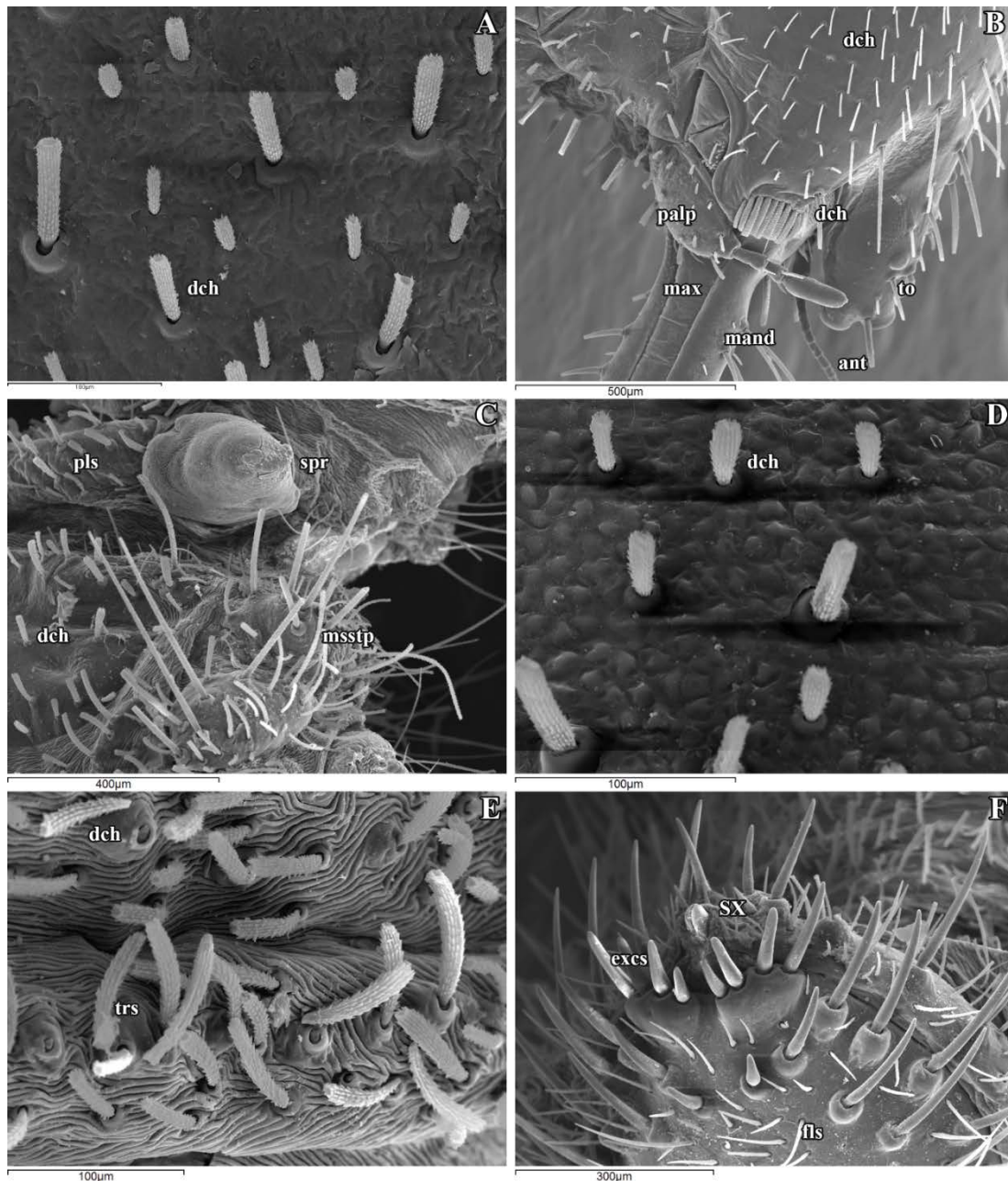


Figura 3.24. Imágenes en SEM del tercer estadio larvario de *Neuroleon ocreatus* (Navás, 1904). A: detalle de las setas de la zona media de la cabeza, vista dorsal; B: palpo labial, y zona de inserción de la mandíbula y la maxila, vista ventral; C: mesotórax, vista lateral; D: detalle de las setas del pronoto, vista dorsal; E: setas de la zona dorsal del abdomen, vista dorsal; F: extremo abdominal, vista ventral. Abreviaturas: ant: antenas; dch: dolichasters; excs: setas excavadoras; fls: setas filiformes; mand: mandíbula; max: maxila; msstp: procesos setíferos mesotorácicos; palp: palpo labial; pls: setas plumosas; spr: espiráculo respiratorio; SX: segmento abdominal X; to: tubérculo ocular; trs: setas truncadas.

Clave de identificación de las especies íbero-baleáricas del género *Neuroleon*.

- 1 Zona dorsal de la cápsula cefálica cubierta en la mayor parte de su superficie por grandes manchas oscuras continuas; color general del cuerpo blanquecino (Fig. 3.23)
.....*N. ocreatus*
- Zona dorsal de la cápsula cefálica sin esas manchas continuas cubriendo casi toda la superficie; sin coloración general del cuerpo blanquecina (Figs. 3.17, 3.19, 3.21).....2
- 2 Parte ventral de la cápsula cefálica con un par de manchas en la zona media; color general del cuerpo marronáceo (Fig. 3.19)..... *N. egenus*
- Parte ventral de la cápsula cefálica sin un par de manchas en la zona media (excepto en el área de la gula); color general del cuerpo ocre (Figs. 3.17, 3.21).....3
- 3 Zona dorsal de la cápsula cefálica con un par de manchas anteriores dispuestas desde los surcos antenales a las manchas posteriores en forma de V (Fig. 3.17).....*N. arenarius*
- Zona dorsal de la cápsula cefálica sin un par de manchas anteriores (Fig. 3.21)
.....*N. nemausiensis*

Diagnosis de los estadios larvarios del género *Megistopus* Rambur, 1842.

Mandíbulas comparativamente grandes, con tres pares de dientes; cabeza dorsal y pronoto cubiertos por dolichaster y setas plumosas; espiráculos mesotorácicos muy pronunciados, nacidos en tubérculo; procesos setíferos torácicos pedunculados; abdomen con setas truncadas, dolichaster y setas plumosas en la zona dorsal; procesos odontoides del esternito abdominal VIII atrofiados o completamente ausentes; esternito abdominal IX con dos rastrillos portando cada uno cuatro setas excavadoras acabadas en punta en las que las del par interno no son ni la cuarta parte de longitud que las demás.

Megistopus flavicornis (Rossi, 1790).

La primera descripción contrastada de la larva de *M. flavicornis* fue realizada por Steffan (1965). Más tarde Cesaroni *et al.* (2010) redescubrieron exhaustivamente la larva de esta especie comparándola con la especie estrechamente relacionada *Gymnocnemia variegata*. Por último, también aparece en el trabajo de Badano y Pantaleoni (2014). Esta especie fue estudiada en Cesaroni *et al.* (2010) mediante microscopía electrónica, y también mediante esta técnica han sido estudiados sus huevos (Suludere *et al.*, 2009).

Material estudiado.

España. Barcelona: Cabrera de Mar, El Marisme, 9.IX.1979, 1 larva de tercer estadio, P. Godall leg. Ciudad Real: Boquerón del Estena, P. N. Cabañeros, 29.VII.2014, 3 2 larvas de tercer estadio, 2 larvas de 2º estadio. Murcia: Albudeite, 3.X.1978, 1 larva de tercer estadio, R. Outerelo leg.



Figura 3.25. *Megistopus flavicornis* (Rossi, 1790), tercer estadio larvario. A: vista dorsal; B: vista ventral; C: vista lateral.

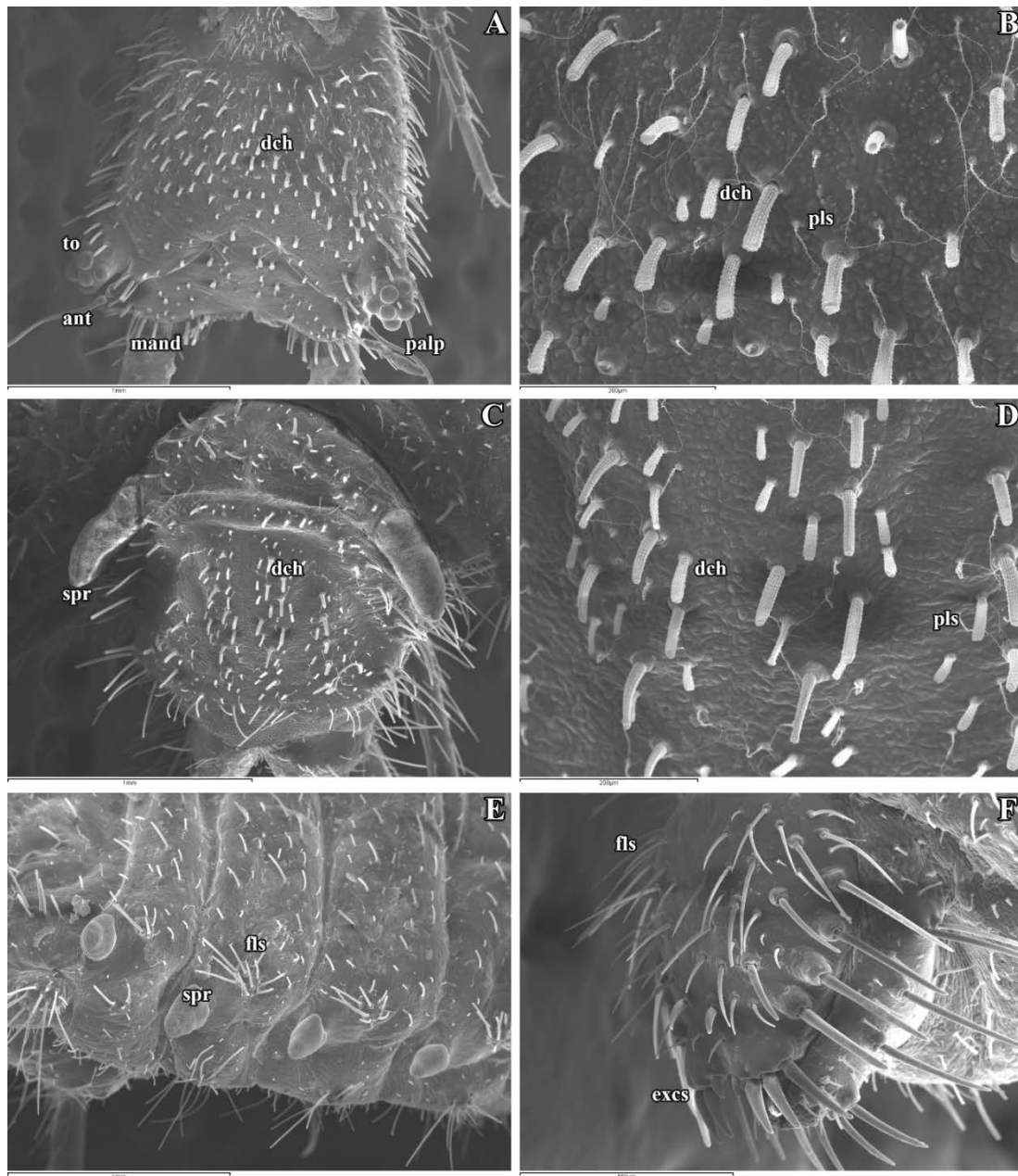


Figura 3.26. Imágenes en SEM del tercer estadio larvario de *Megistopus flavicornis* (Rossi, 1790). A: cabeza, vista dorsal; B: detalle de las setas de la zona media de la cabeza, vista dorsal; C: pro- y mesotórax, vista dorsal; D: detalle de las setas del pronoto, vista dorsal; E: región posterior del metatórax y zona anterior del abdomen, vista latero-dorsal; F: extremo abdominal, vista latero-ventral. Abreviaturas: ant: antenas; dch: dolichasters; excs: setas excavadoras; fls: setas filiformes; mand: mandíbula; palp: palpo labial; pls: setas plumosas; spr: espiráculo respiratorio; to: tubérculo ocular.

Descripción (Figs. 3.25, 3.26).

Tamaño: longitud del cuerpo 10.25 mm; longitud cápsula cefálica 2.35 mm (2.07–2.41), anchura cápsula cefálica 1.75 mm (1.60–2.05), longitud mandibular 2.16 mm (2.07–2.28), anchura cápsula cefálica / longitud cápsula cefálica 0.74, longitud mandibular / longitud cápsula cefálica 0.92.

Coloración general marrón claro, con manchas oscuras, ventralmente más pálido con un patrón oscuro; setas del cuerpo negras (Fig. 3.25).

Cápsula cefálica con unas manchas oscuras dorsales extensivas; tubérculos oculares negros; zona ventral de la cabeza pálida excepto las manchas oscuras que rodean a la gula (Fig. 3.25).

La cápsula cefálica es más larga que ancha (Figs. 3.25, 3.26-A). La parte dorsal está cubierta de numerosos dolichaster de longitud variable, donde el más corto es ligeramente más largo que su diámetro, con ornamentación en su superficie de líneas longitudinales muy juntas y marcadas, y dentículos no demasiado grandes y puntiagudos (Figs. 3.25, 3.26-A, 3.26-B). Intercaladas hay setas plumosas aisladas no muy largas, finas y con poca ramificación (Figs. 3.25, 3.26-A). Ventralmente crecen numerosos dolichaster estrechos de ornamentación muy débil; con dolichaster más robustos en la zona anterior rodeando las mandíbulas y los palpos labiales, de ornamentación suave con pequeños dentículos puntiagudos (Fig. 4.3-F). El margen anterior del clipeo-labro está cubierto por dolichaster negros, más largos y robustos que los de la zona dorsal, con el mismo tipo de ornamentación en su superficie (Figs. 3.25, 3.26-A). Las antenas son estrechas, más largas que el tubérculo ocular (Figs. 3.25, 4.4-A). Los tubérculos oculares no son demasiado grandes, aunque sí prominentes (Fig. 3.25, 4.4-A). En ellos crecen setas filiformes dispuestas en la base del tubérculo y aisladamente entre los estemas, de tamaño variable y estrechándose ligeramente hacia el ápice, con una superficie ornamentada por numerosas líneas longitudinales y dentículos débilmente marcados. También se observan algunos dolichaster en la zona basal, similares a los del dorso de la cabeza (Fig. 4.4-A).

Las mandíbulas son de coloración marrón rojizo (Fig. 3.25). Son comparativamente grandes, tan largas como la cápsula cefálica (Fig. 3.25). Poseen tres pares de dientes equidistantes. Setas mandibulares interdentes: (3–4)(1)(1)(0) (Fig. 3.25). Estas setas son coniformes, robustas y largas, algo menos robustas las primeras que se encuentran entre la base de la mandíbula y el diente basal. La ornamentación de la superficie de estas setas es débil, con líneas longitudinales poco marcadas y dentículos pequeños. Margen externo de la mandíbula con setas filiformes y coniformes con suave ornamentación, finas y de diversos tamaños. Estas setas llegan, aunque de forma dispersa, hasta aproximadamente el último diente (Fig. 3.25), y aparecen aisladas algunas de ellas también en el dorso de la mandíbula y en la zona ventral en el lateral externo. En la zona lateral externa de la inserción mandibular, poseen un conjunto de dolichaster agrupados, muy robustos y largos (más de cinco veces en longitud su diámetro), con superficie ornamentada por numerosas líneas longitudinales marcadas y dentículos puntiagudos. Los palpos labiales son mayores a la anchura de la base de la mandíbula. Los segmentos segundo al cuarto son alargados. El cuarto palpómero es el mayor, con una longitud más o menos igual a los palpómeros segundo y tercero juntos (Figs. 3.25, 4.3-F). El palpómero basal está cubierto de dolichaster negros, de longitud variable (los más pequeños apenas superan su diámetro

de largo), donde los más largos (mayores a cinco veces su diámetro) están situados en la zona anterior de este palpómero (Fig. 4.3-F). La ornamentación de estos dolichaster es similar a los de la zona dorsal, con líneas longitudinales marcadas y muy juntas unas de otras y dentículos no muy grandes y puntiagudos. Los palpómeros segundo y tercero muestran dos o tres setas filiformes ornamentadas suavemente, con muchas líneas longitudinales y dentículos muy pequeños (Figs. 3.25, 4.3-F, 4.4-A).

En el tórax, el pronoto está cubierto de dolichaster, con ornamentación de líneas marcadas y muy juntas y dentículos agudos aunque no demasiado grandes; y setas plumosas estrechas intercaladas, no muy largas y muy poco ramificadas (Figs. 3.25, 3.26-C, 3.26-D). En el resto del tórax, además de las mencionadas para el pronoto, existen setas truncadas ornamentadas igualmente a los dolichaster, y setas filiformes hacia los laterales, más largas en los procesos setíferos, con ornamentación de líneas longitudinales marcadas y débil denticulación (Figs. 3.25, 3.26-C). Los espiráculos mesotorácicos nacen en tubérculos muy desarrollados, notablemente más grandes que los procesos setíferos mesotorácicos (Figs. 3.25, 3.26-C). Los procesos setíferos torácicos son pedunculados en el primer par y subpedunculados en el segundo par (Figs. 1.10, 1.11-C, 3.25).

Las patas son pálidas (Figs. 1.10, 3.25); tienen setas filiformes no ornamentadas.

La zona dorsal del abdomen presenta numerosas setas truncadas, dolichaster y setas plumosas muy similares a las encontradas en la región torácica (Figs. 3.25, 3.26-E). En los laterales poseen setas filiformes, apareciendo en los procesos setíferos las de mayor longitud, con el mismo tipo de ornamentación que las setas filiformes situadas en los procesos setíferos torácicos (Figs. 3.25, 3.26-E). Ventralmente, el abdomen está cubierto de setas filiformes estrechas, con una ornamentación suave; y setas plumosas finas, cortas y poco ramificadas (Figs. 3.25, 3.26-E, 4.7-E). Los espiráculos abdominales son pedunculados y muy prominentes, claramente visibles en vista dorsal. El esternito VIII está provisto de procesos odontoides reducidos (Fig. 3.25). El esternito abdominal IX es pálido, sin marcas laterales visibles, y posee dos setas excavadoras muy pequeñas, sin ornamentación y puntiagudas (Figs. 3.25, 3.26-E, 4.7-E). Los dos rastrillos que tienen portan cuatro setas excavadoras (sin ornamentación y acabadas en punta) cada uno, y en las que las setas del par interno son menores a la cuarta parte de longitud que las demás (Figs. 3.25, 3.26-F, 4.7-E).

Esta especie es inconfundible por los espiráculos extremadamente desarrollados, un carácter raro e inusual en toda la familia, y considerado por Stange (2004) de valor genérico. La larva de *M. flavicornis* no es la única conocida del género, ya que Badano y Pantaleoni (2014) describieron también *M. lucasi* (Navás, 1912). El descubrimiento de esta última larva, en la que estas estructuras no están hiperdesarrolladas, hizo considerar este carácter como exclusivo de *M. flavicornis*. Por ello, a nivel de género, *Megistopus* y el género estrechamente relacionado *Gymnocnemia* difieren únicamente en detalles de la mandíbula y del esternito abdominal IX.

Biología: las larvas son localizadas en condiciones de sombra como la base de árboles o próximas a otras zonas protegidas. En la Península Ibérica se suelen localizar en las orillas de ríos, especialmente en zonas con rocas y árboles donde encuentran protección.

Comportamiento: depredadores al acecho, permanecen enterradas completamente esperando a sus presas, a veces asomando por encima del sustrato las mandíbulas; son capaces de andar hacia delante y hacia atrás rápidamente.

Tamaño de los capullos: los capullos que realiza esta especie tienen un diámetro con una media de 9,0 mm.

Diagnosis de los estadios larvarios del género del género *Gymnocnemia* Schneider, 1845.

Mandíbulas largas y delgadas, con tres pares de dientes, diente medio y apical más o menos de igual tamaño, con pseudodientes intercalados; cabeza dorsalmente cubierta de largos dolichaster y setas plumosas; tórax y abdomen dorsalmente cubiertos de setas truncadas, dolichaster y setas plumosas; espiráculos mesotorácicos en tubérculo; procesos setíferos pedunculados; esternito abdominal VIII con procesos odontoides atrofiados; esternito abdominal IX con dos rastrillos cada uno portando cuatro setas excavadoras acabadas en punta en las cuales el par interno está reducido.

***Gymnocnemia variegata* (Schneider, 1845).**

Willmann (1977) fue el primero en describir la larva de esta especie, erróneamente identificada como *Distoleon annulatus*, ya que la referencia más antigua de *Gymnocnemia variegata* dada por Hagen (1873) se refiere claramente a otra especie. A pesar de que existen referencias posteriores a estas (Insom *et al.* 1985; Stange y Miller 1990), la primera descripción adecuada y comparativa fue realizada por Cesaroni *et al.* (2010). También aparece en Monserrat y Acevedo (2011) y Badano y Pantaleoni (2014). Cesaroni *et al.* (2010) la estudiaron mediante SEM

Material estudiado.

España. Cádiz: Los Alcornocales, 5.IV.2015, 1 larva de tercer estadio. Granada: Cerro Gordo, 21.IV.2011, 3 larvas de tercer estadio (una criada hasta imago). Huesca: Parzán, 16.VIII.1978, 3 larvas de tercer estadio, 2 larvas de 2º estadio, V. J. Monserrat leg.

Descripción (Figs. 1.8, 3.27, 3.28).

Tamaño: longitud del cuerpo 7.41 mm; longitud cápsula cefálica 2.07 mm (1.82–2.27), anchura cápsula cefálica 1.71 mm (1.61–1.90), longitud mandibular 2.20 mm (2.00–2.46), anchura cápsula cefálica / longitud cápsula cefálica 0.83, longitud mandibular / longitud cápsula cefálica 1.06.

Coloración general pálida, marrón amarillento con un patrón marronáceo, ventralmente más pálido; setas del cuerpo negras (Figs. 1.8, 3.27).

Cápsula cefálica más oscura que el resto del cuerpo, con grandes marcas oscuras en la zona dorsal, zona ventral de la cabeza sin manchas (Fig. 1.8, 3.27).

La cápsula cefálica es más larga que ancha (Figs. 1.8, 3.27). Dorsalmente está cubierta de dolichaster de diversa longitud (el más pequeño de una longitud de más de

tres veces su diámetro), ornamentados con líneas longitudinales muy marcadas y dentículos puntiagudos y grandes (Figs. 3.27, 3.28-A, 3.28-B). También hay setas plumosas largas, finas y poco ramificadas. Ventralmente está provista de numerosos dolichaster estrechos de ornamentación débil, y algunos dolichaster más robustos en la zona anterior, rodeando las mandíbulas y los palpos labiales, de ornamentación suave, con pequeños dentículos puntiagudos (Figs. 3.27, 4.3-C). En el margen anterior del clípeo-labro posee dolichaster grandes, con la superficie ornamentada del mismo modo que los dolichaster dorsales, con dentículos puntiagudos (Figs. 3.27, 4.3-C). Las antenas son más largas que el tubérculo ocular. Los tubérculos oculares no son grandes, sí prominentes (Figs. 3.27, 4.3-C). En ellos hay dolichaster de tamaño variable en la base del tubérculo y entre los estemas, ornamentadas por numerosas líneas longitudinales y dentículos puntiagudos marcados; con pocos dolichaster en la zona basal.

Las mandíbulas son de coloración marrón pálido (Figs. 3.27). Son delgadas, considerablemente más largas que la cápsula cefálica. Están equipadas con tres pares de dientes en los que el diente medio y apical son más o menos de igual tamaño; la distancia entre la base de la mandíbula y el diente basal es mayor que la distancia entre los dientes basal y apical. Setas mandibulares interdentes: (6–7)(0–1)(0–1)(0) (Figs. 3.27). Son setas coniformes, robustas y grandes, presentando una superficie ornamentada suavemente, con líneas longitudinales poco marcadas y dentículos pequeños. En el margen externo de la mandíbula, aparecen setas filiformes y coniformes esparcidas (Figs. 3.27, 3.28-B), más largas en la zona basal, alcanzando algunas aisladamente el diente apical; y muestran una superficie suavemente ornamentada de líneas longitudinales poco marcadas y pequeños dentículos. En la zona dorsal y ventral (en el lateral externo) de la mandíbula aparecen setas coniformes pequeñas, estando muy aisladas en la zona más basal (Figs. 3.27, 3.28-B). En la zona lateral externa de la inserción mandibular poseen un conjunto de dolichaster agrupados, muy robustos y largos (más de cinco veces en longitud su diámetro), con una superficie ornamentada por numerosas líneas longitudinales marcadas y dentículos puntiagudos. Los palpos labiales son mayores a la anchura de la base de la mandíbula. Los palpómeros segundo al cuarto son alargados. El cuarto palpómero está ligeramente engrosado, y es más o menos de la misma longitud que los palpómeros segundo y tercero juntos (Figs. 3.27, 4.3-C). El palpómero basal está provisto de dolichaster largos (los más pequeños más de tres veces su diámetro de largo), mucho más alargados los situados en la zona superior de dicho segmento del palpo (mayores a siete veces su diámetro); la ornamentación de superficie que presentan es la misma que los dolichaster de la zona dorsal, con líneas longitudinales marcadas y muy juntas unas de otras y dentículos no muy grandes y puntiagudos (Fig. 4.3-C).

En el tórax, el pronoto está cubierto de setas truncadas y dolichaster, con ornamentación de líneas marcadas aunque no muy juntas y dentículos puntiagudos grandes; y setas plumosas estrechas, largas y poco ramificadas (Figs. 3.27, 3.28-C, 3.28-D). En el resto del tórax, además del mismo tipo de setas que están en el pronoto, existen setas filiformes hacia los laterales, más largas en los procesos setíferos, con ornamentación marcada de líneas longitudinales y dentículos puntiagudos, aunque los no demasiado grandes (Figs. 3.27, 3.28-C). Los espiráculos torácicos son marrones, y nacen en tubérculo (Figs. 3.27, 3.28-C). Los procesos setíferos son pedunculados (Fig. 3.27).

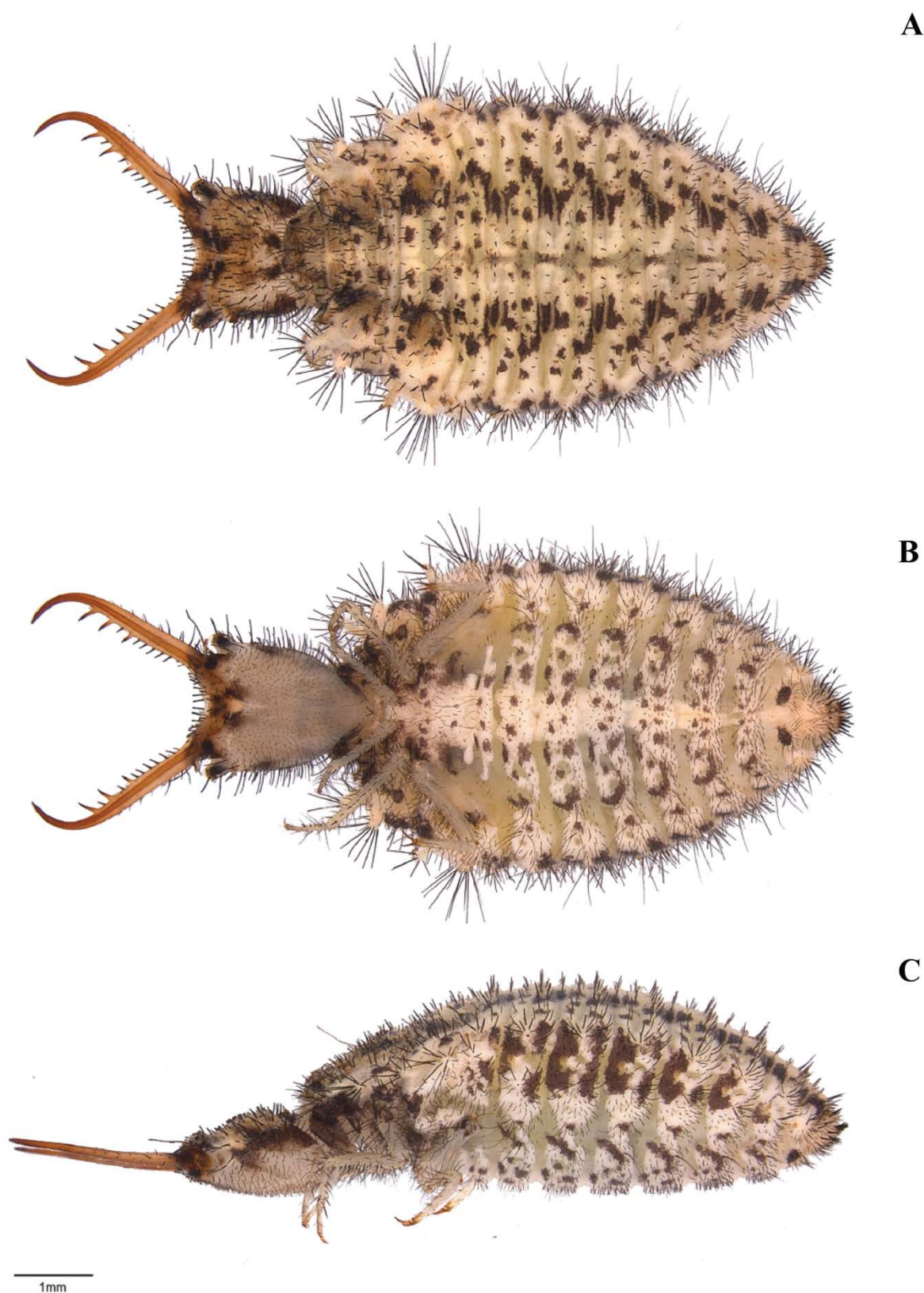


Figura 3.27. *Gymnocnemia variegata* (Schneider, 1845), tercer estadio larvario. A: vista dorsal; B: vista ventral; C: vista lateral (según Badano y Pantaleoni, 2014)

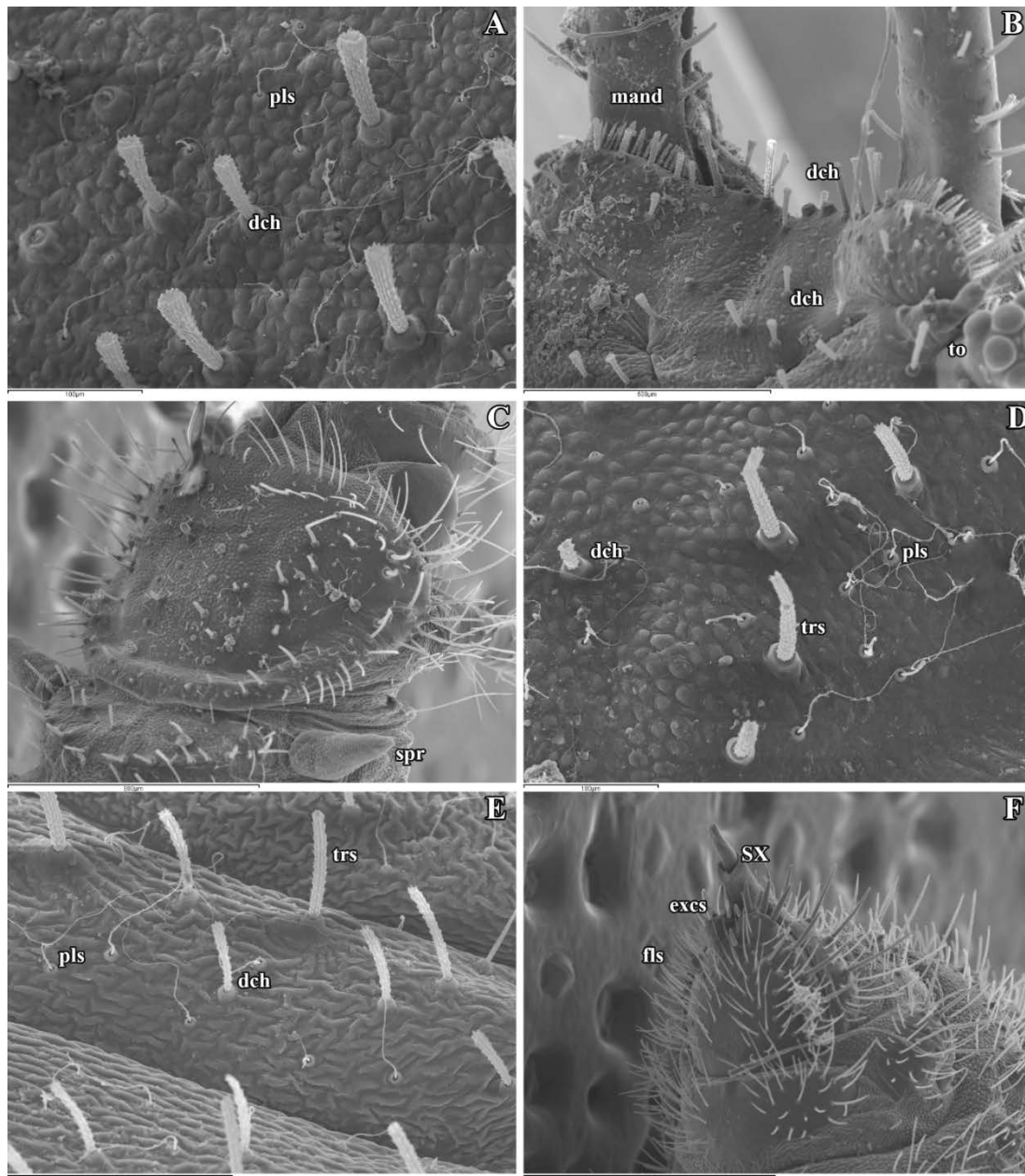


Figura 3.28. Imágenes en SEM del tercer estadio larvario de *Gymnocrania variegata* (Schneider, 1845). A: detalle de las setas de la zona media de la cabeza, vista dorsal; B: detalle de la región anterior de la cabeza, con el clipeo-labro y la inserción de la mandíbula, vista dorsal; C: pronoto y región anterior del mesotórax, vista latero-dorsal; D: detalle de las setas del pronoto, vista dorsal; E: setas de la zona dorsal del abdomen, vista dorsal; F: extremo abdominal, vista latero-ventral. Abreviaturas: dch: dolichasters; excs: setas excavadoras; fls: setas filiformes; mand: mandíbula; pls: setas plumosas; spr: espiráculo respiratorio; SX: segmento abdominal X; to: tubérculo ocular; trs: setas truncadas.

Las patas son pálidas (Fig. 3.27), y presentan setas filiformes no ornamentadas.

La zona dorsal del abdomen presenta numerosas setas truncadas, dolichaster y setas plumosas intercaladas (Figs. 3.27, 3.28-E), muy similares en ornamentación y forma a las encontradas en la zona torácica, aunque la longitud de las setas truncadas en esta región es mayor que en el tórax. Además la densidad de las setas es mucho mayor en el abdomen que en el tórax (Figs. 3.27, 3.28-E). En los laterales del abdomen aparecen las setas filiformes, donde las de mayor longitud se encuentran en los procesos setíferos, con el mismo tipo de ornamentación que las setas filiformes de los procesos setíferos torácicos. En la zona ventral, poseen setas filiformes estrechas, con una ornamentación suave; y setas plumosas finas, cortas y poco ramificadas (Figs. 3.27, 3.28-F). Los espiráculos abdominales son marrones, ligeramente prominentes (Fig. 3.27). El esternito abdominal VIII está provisto de dos puntos oscuros bien distinguibles, donde se encuentran los procesos odontoides, que están atrofiados (Fig. 3.27). El esternito abdominal IX muestra dos setas excavadoras muy pequeñas, sin ornamentación y puntiagudas (Figs. 3.27, 3.28-F, 4.8-A). Tienen dos rastrillos, cada uno equipado con cuatro setas excavadoras largas y delgadas en las que el par interno es la mitad de tamaño que el resto; estas setas son similares en su forma y ornamentación de superficie a las presentes en la zona ventral del mismo segmento, aunque menos acusado el estrechamiento en punta hacia el ápice (Figs. 3.27, 3.28-F, 4.8-A).

La larva de esta especie es fácilmente reconocible gracias a sus mandíbulas finas y alargadas y la coloración del cuerpo.

Biología: las larvas están asociadas a escarpes rocosos, pequeñas cuevas y salientes, especialmente en rocas friables o en presencia de grandes depósitos de detritus secos y finos. Pueden encontrarse enterradas en cavidades e incluso madrigueras abandonadas.

Comportamiento: depredadores al acecho, permanecen enterradas completamente esperando a sus presas, normalmente asomando por encima del sustrato las mandíbulas; son capaces de andar hacia delante y hacia atrás rápidamente.

Tribu Myrmecaelurini Esben-Petersen, 1918.

Diagnosis de los estadios larvarios del género del género *Myrmecaelurus* A. Costa, 1855.

Cabeza, tórax y abdomen dorsalmente cubiertos por setas coniformes robustas, setas plumosas y setas filiformes; mandíbulas con tres dientes, el diente medio es el más largo; dientes medio y apical están en contacto directo; margen externo de las mandíbulas cubierto por un penacho de largas setas; tubérculo ocular no prominente; espiráculos sésiles; tórax equipado con procesos setíferos sésiles; patas metatorácicas con una franja de setas filiformes con setas coniformes intercaladas; esternito abdominal VIII sin procesos odontoides, y provisto con numerosas setas excavadoras muy gruesas y no estrechadas hacia el ápice; esternito abdominal IX ventralmente cubierto del mismo tipo de setas excavadoras, y equipado con rastrillos muy robustos.

M. trigrammus es el único miembro ibérico del género, lo que permite identificar esta especie con facilidad. Las larvas conocidas de especies de géneros cercanos como *Nohoveus zigan* H. Aspöck, U. Aspöck y Hölzel, 1980 y *Aspoeckiana uralensis*

Hölzel, 1969 se diferencian notablemente en la presencia de setas entre los dientes mandibulares medio y apical, y en el característico esternito IX (Krivokhatsky 2011).

***Myrmecaelurus trigrammus* (Pallas, 1771).**

La primera descripción fidedigna de esta especie fue realizada por Redtenbacher (1883, 1884), ya que las anteriores no fueron bien identificadas y se refieren a otras especies (Brauer 1867; Hagen 1873). En el pasado, *M. trigrammus* fue repetidamente descrito como larva de otras especies: Redtenbacher (1883, 1884) la asignó de forma errónea a *Creagris plumbeus*, *Macronemurus appendiculatus* y *Macronemurus bilineatus*; Doflein (1921), siguiendo al autor anterior, la atribuyó a *Macronemurus appendiculatus* y *Megistopus flavicornis*. Más tarde, Hölzel (1974) describió la larva de esta especie confundiéndola con *Myrmeleon gerlindae*. Recientemente, la larva de esta especie ha sido descrita y tratada exhaustivamente por Willmann (1977), Popov (1984), Gepp (2010), Krivokhatsky (2011), Devetak *et al.* (2013), y Badano y Pantaleoni (2014). En Devetak *et al.* (2013) también se estudio con SEM.

Material estudiado.

España. Alicante: Monstesol, 28.VI.1982, 1 larva de tercer estadio, V. J. Monserrat leg. Almería: Las Negras, 3.V.2007, 1 larva de tercer estadio, V. J. Monserrat leg.; Playa de Mojácar, 2.I.1981, 1 larva de tercer estadio, V. J. Monserrat leg.; Playa de los Genoveses, San José, 16.VI.2013, 4 larvas de tercer estadio, 6.VII.2013, 2 larvas de tercer estadio, F. Acevedo, V. J. Monserrat y D. Badano legs.; San José, 25.VIII.2002, 1 larva de tercer estadio, 2 larvas de 2º estadio, J. F. Gómez leg.; 25.V.2003, 4 larvas de tercer estadio, V. J. Monserrat leg. Cáceres: Talayuela, 7.VI.1980, 4 larvas de tercer estadio, V. J. Monserrat leg. Cádiz: Zahara de los Atunes, 14.X.1978, 2 larvas de tercer estadio, V. J. Monserrat leg. Cuenca: Olmeda del Rey, 27.VII.1985, 2 larvas de tercer estadio, V. J. Monserrat leg.; Villar de Olalla, 26.IX.1985, 2 larvas de tercer estadio, V. J. Monserrat leg. Granada: El Dornajo, 18.VII.2014, 1 larva de tercer estadio. Guadalajara: Sacedón, 6.VII.1984, 1 larva de tercer estadio, L.M. Díaz-Aranda, V. J. Monserrat y F. Marín legs. Jaén: Embalse de la Bolera, 3.VI.1986, 1 larva de tercer estadio, L.M. Díaz-Aranda y V. J. Monserrat legs. Segovia: Chañe, 6 larvas de tercer estadio, J. F. Gómez leg.

Descripción (Figs. 3.29, 3.30).

Tamaño: longitud del cuerpo 14.85 mm; longitud cápsula cefálica 2.48 mm (2.19–2.68), anchura cápsula cefálica 2.08 mm (1.90–2.22), longitud mandibular 2.27 mm (2.05–2.50), anchura cápsula cefálica / longitud cápsula cefálica 0.85, longitud mandibular / longitud cápsula cefálica 0.88.

Coloración general ocre con marcas marrón oscuras, zona ventral pálida con puntos oscuros; setas del cuerpo negras (Fig. 3.29).

Cápsula cefálica con las regiones dorsal y lateral marrón oscuras mientras que el área que rodea a los estemas es más pálida; zona ventral con un patrón oscuro (Fig. 3.29).

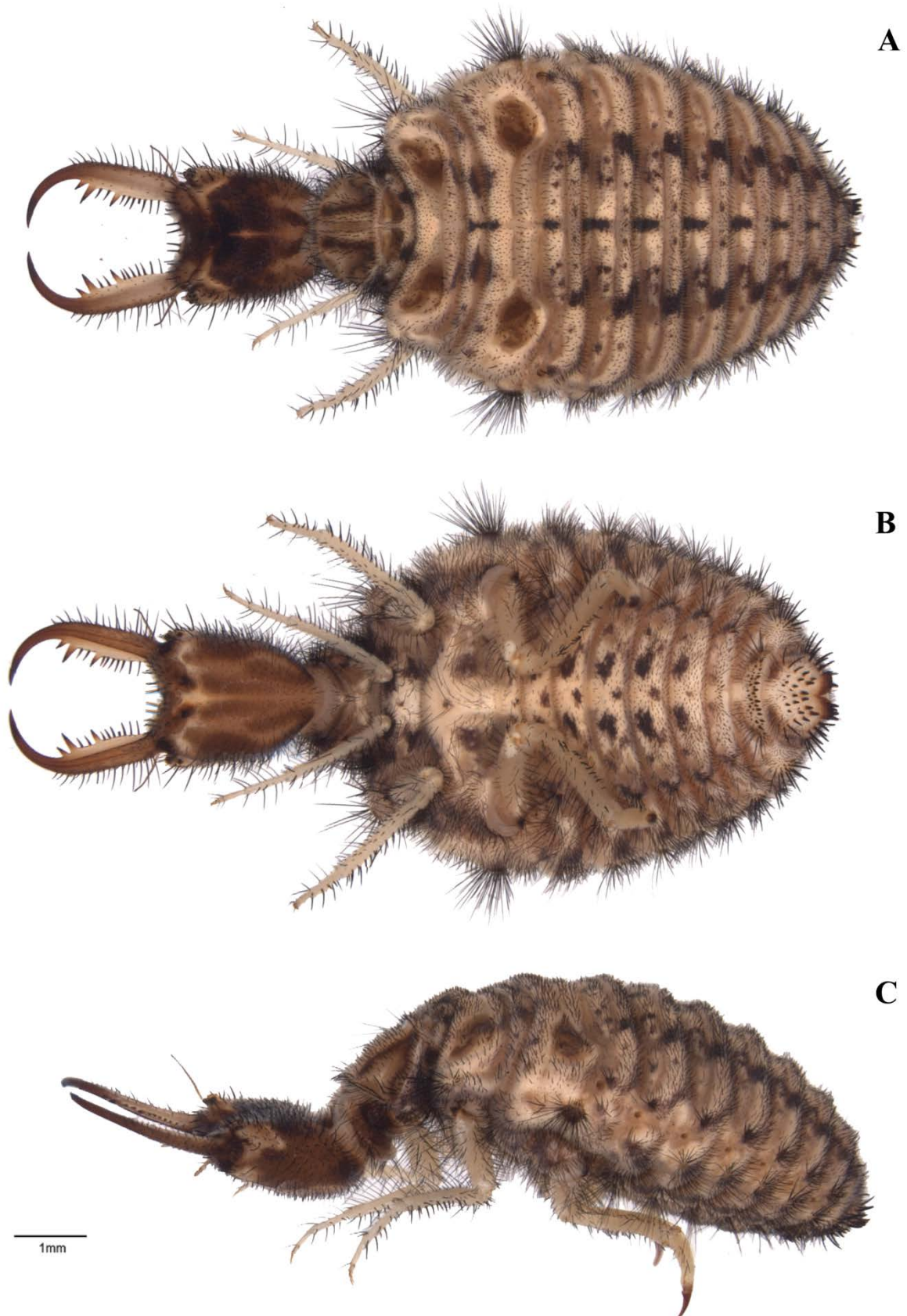


Figura. 3.29. *Myrmecaelurus trigrammus* (Pallas, 1771), tercer estadio larvario. A: vista dorsal; B: vista ventral; C: vista lateral.

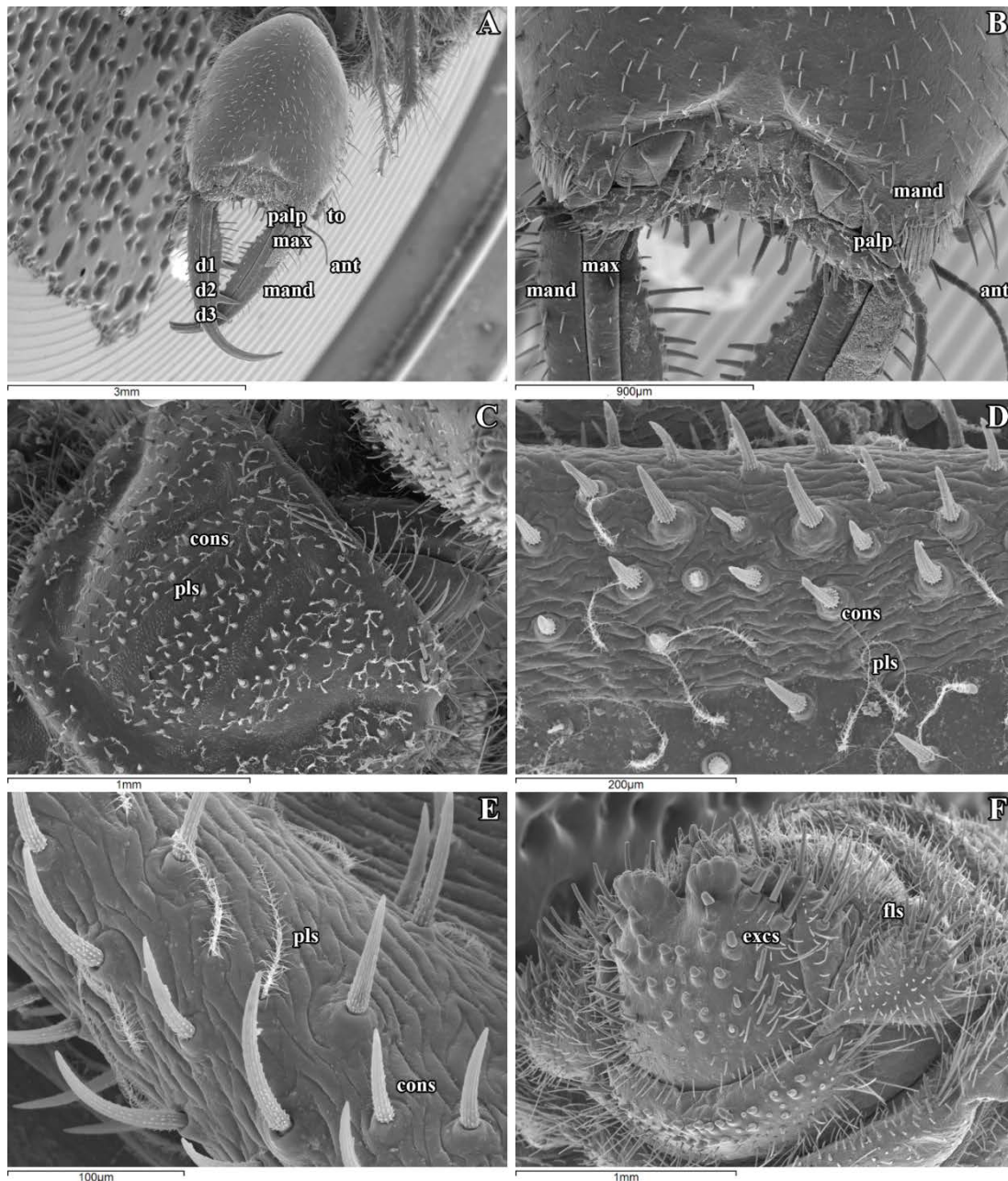


Figura 3.30. Imágenes en SEM del tercer estadio larvario de *Myrmecaelurus trigrammus* (Pallas, 1771). A: cabeza, mandíbulas y maxilas, vista ventral; B: zona anterior de la cabeza, palpos labiales, y zona de inserción de la mandíbula y la maxila, vista ventral; C: pronoto, vista dorsal; D: detalle de las setas de la zona posterior del pronoto, vista dorsal; E: setas de la zona dorsal del abdomen, vista dorsal; F: extremo abdominal, vista caudal. Abreviaturas: ant: antenas; cons: setas coniformes; d1, d2, d3: dientes; excs: setas excavadoras; fls: setas filiformes; mand: mandíbula; max: maxila; palp: palpo labial; pls: setas plumosas; to: tubérculo ocular.

La cabeza es ligeramente más larga que ancha (Figs. 3.29, 3.30-A). Dorsalmente, aparece cubierta de setas coniformes de longitud variable aunque no demasiado largas, robustas, con ornamentación en su superficie de líneas longitudinales muy poco marcadas y denticulos casi inapreciables en la base de las setas, diluyéndose esta ornamentación hacia el ápice de las mismas. También presentan algunas setas filiformes muy gruesas, de la misma ornamentación que las coniformes; y numerosas setas plumosas no muy largas, gruesas y con ramificaciones numerosas y largas. Ventralmente, poseen numerosas setas filiformes estrechas y sin ornamentación aparente; algunas setas coniformes en la zona anterior no muy robustas de ornamentación consistente en líneas longitudinales muy débiles; y algunas setas plumosas, más finas que las dorsales, y con gran ramificación (Figs. 3.29, 3.30-A, 3.30-B). El margen anterior del clipeo-labro no muestra incisiones ni lóbulos (Figs. 3.29, 3.30-A, 3.30-B). Esta región está cubierta por setas coniformes y filiformes, acabadas en punta, más grandes que las dorsales aunque con su mismo tipo de ornamentación en superficie; y por algunas setas plumosas intercaladas (Figs. 3.29, 3.30-A, 3.30-B). Las antenas son anchas, mucho más largas que el tubérculo ocular (Fig. 3.29). No presenta los tubérculos oculares prominentes (Fig. 3.29). En ellos aparecen entre los estemas setas coniformes como las de la zona dorsal de la cabeza. También poseen, en la base del tubérculo ocular, setas filiformes que muestran una superficie ornamentada por numerosas líneas longitudinales y denticulos débilmente marcados similares a los de la región dorsal; y algunas setas plumosas gruesas, largas y con ramificación notable.

Las mandíbulas son de color marrón pálido, con el ápice más oscuro (Fig. 3.29). Son más cortas que la cápsula cefálica y comparativamente robustas (Figs. 3.29, 3.30-A). Presentan tres dientes, donde el diente medio es el más largo, y está situado mucho más cerca del diente apical (con el que está en contacto) que del diente basal (Figs. 3.29, 3.30-A). La distancia entre la base de la mandíbula y el diente basal es mayor que la distancia entre el diente basal y el apical. Setas mandibulares interdentes (más de 7)(2)(0)(0) (Figs. 3.29, 3.30-A). Dichas setas son coniformes, muy robustas y largas, exceptuando las primeras dos o tres que se encuentran entre la base de la mandíbula y el diente basal (Figs. 3.29, 3.30-A, 4.2-A). La ornamentación de la superficie de estas setas es débil, con líneas longitudinales numerosas pero levemente marcadas, y denticulos apenas perceptibles (Fig. 4.2-A). El margen externo de la mandíbula muestra una franja de largas setas filiformes en la zona basal (Figs. 3.29, 3.30-A). Además existen setas filiformes intercaladas con setas coniformes con suave ornamentación, robustas y de diversos tamaños, a lo largo de este margen externo mandibular que llegan hasta más allá de la altura del último diente, aunque de forma poco numerosa. En la zona dorsal de la mandíbula también existen setas filiformes y coniformes aunque menos densamente que en el margen lateral externo. En la zona ventral, aparecen algunas setas filiformes estrechas que alcanzan el diente medio, tanto en la región mandibular como maxilar. En la zona lateral externa de la inserción mandibular aparece un conjunto de setas filiformes agrupadas, acabadas en punta, largas, con superficie ornamentada por numerosas líneas longitudinales marcadas y denticulos puntiagudos. Palpos labiales claramente más largos que la anchura de la base de la mandíbula (Figs. 3.29, 3.30-B). El último palpómero es extremadamente alargado, notablemente mayor a los segmentos segundo y tercero juntos (Figs. 3.29, 3.30-B). Palpómero basal cubierto de setas filiformes y coniformes de longitud variable, aunque menores a las de la región cefálica dorsal; las más alargadas de este palpómero son las setas filiformes situadas en la zona superior de este segmento. Todas estas setas muestran la superficie igualmente ornamentada a las descritas en la región

dorsal. Además, también están presentes en esta región del palpómero basal setas plumosas intercaladas, gruesas y bien ramificadas, de similar longitud a las del resto de la cabeza. Segmentos segundo y tercero con pocas (una o dos) setas filiformes puntiagudas cortas, de ornamentación similar al resto de setas filiformes descritas (Figs. 3.29, 3.30-B).

En el tórax, el pronoto está cubierto de setas coniformes robustas, no demasiado largas, de ornamentación superficial con numerosas líneas finas no muy marcadas y débil denticulación de punta roma en la base de las setas, desapareciendo progresivamente esta ornamentación hacia el ápice (Figs. 3.29, 3.30-C, 3.30-D, 4.6-A). Intercaladas a ellas existen numerosas setas plumosas muy largas y anchas, y con una fuerte ramificación (Figs. 3.30-C, 3.30-D, 4.6-A). Además, en el margen anterior del pronoto se observan setas filiformes muy puntiagudas y largas, con el mismo tipo de ornamentación en superficie que las de la zona dorsal de la región cefálica. El resto del tórax presenta la misma quetotaxia, añadiéndose además hacia las regiones laterales setas filiformes estrechas y puntiagudas, de ornamentación muy débil, que llegan a los procesos setíferos (donde son más largas). Hasta los procesos setíferos torácicos también se extienden algunas setas plumosas. Los espiráculos mesotorácicos son marrones, sésiles (Fig. 3.29). Los procesos setíferos también son sésiles (Fig. 3.29).

Patas con setas filiformes sin ornamentación apreciable. Patas metatorácicas con una franja de setas filiformes largas, no ornamentadas, con algunas setas coniformes robustas intercaladas de ornamentación casi inapreciable (Fig. 3.29).

La zona dorsal del abdomen presenta numerosas setas coniformes robustas, y setas filiformes anchas y muy puntiagudas (Figs. 3.29, 3.30-E). Ambos tipos de setas con ornamentación superficial de líneas numerosas finas no muy marcadas y denticulación de punta aguda notable en la base de las setas, diluyéndose la ornamentación hacia el ápice de las mismas (Fig. 3.30-E). Muestran también numerosas setas plumosas muy largas y anchas, con una fuerte ramificación, intercaladas entre las anteriormente descritas. Todas las setas de la zona dorsal del abdomen se encuentran en gran densidad (Figs. 3.29, 3.30-E). En los procesos setíferos abdominales poseen setas filiformes estrechas, con el mismo tipo de ornamentación que las setas filiformes situadas en los procesos setíferos torácicos. Los espiráculos abdominales son marrones; no pedunculados (Fig. 3.29). El esternito abdominal VIII no tiene procesos odontoides; y está provisto en el margen posterior de numerosas setas excavadoras muy gruesas, que apenas se estrechan hacia el ápice, y sin superficie ornamentada (Figs. 3.29, 3.30-F). El esternito IX presenta setas excavadoras del mismo grosor, ornamentación y morfología que las del segmento anterior. En el margen posterior del abdomen tienen dos rastrillos muy prominentes, portando cada uno cuatro setas excavadoras subiguales, del mismo tipo que las indicadas en los esternitos VIII y IX (Figs. 3.29, 3.30-E).

Biología: *M. trigrammus* está asociado con biotopos esteparios como prados áridos, pastizales, zonas de cultivo o zonas en barbecho. Son frecuentemente localizadas en ambientes abiertos, normalmente en las proximidades de penachos de hierbas, o cerca de refugios como piedras, troncos o escarpes rocosos.

Comportamiento: se trata de una especie constructora de trampas de caída en forma de cono en los estadio 1 y 2, pero facultativa en el estadio 3; en este momento

de su desarrollo y parece ser que dependiendo de la energía obtenida al ingerir alimento respecto al número de encuentros con presas (según Elimelech y Pinshow 2008), construyen estos conos o depredan al acecho. Son capaces de moverse hacia delante o hacia atrás.

Tamaño de los capullos: los capullos que realiza esta especie tienen un diámetro con una media de 10, 25 mm.

Tribu Gepini Markl, 1954.

Diagnosis de los estadios larvarios del género del género *Solter* Navás, 1912.

Cápsula cefálica con pequeños pero prominentes tubérculos oculares; margen anterior del clípeo-labro con una profunda incisión; cápsula cefálica cubierta de dolichaster extremadamente ornamentados; mandíbulas alargadas, provistas de tres dientes; el diente medio es el más largo, y está situado mucho más cerca del diente apical que del diente basal; numerosas setas y pseudodientes están presentes entre los dientes; margen externo de la mandíbula densamente cubierto de pequeñas setas, zona dorsal y ventral de las mandíbulas cubiertas de numerosas setas truncadas y coniformes; palpos labiales con cuatro segmentos, segmentos 2-4 más largos que la anchura mandibular; pronoto cubierto de cortos dolichaster y gruesas setas plumosas; espiráculos torácicos sésiles; tórax equipado con procesos setíferos pedunculados; patas metatorácicas con una franja de setas; abdomen dorsalmente cubierto de setas truncadas y dolichaster muy ornamentados, y gruesas setas plumosas; esternito abdominal VIII con procesos odontoides vestigiales; esternito abdominal IX equipado con pequeños rastrillos cada uno portando cuatro setas excavadoras, en las que las más internas son más cortas que las otras.

Este género es conocido en sus fases larvarias para la especie tratada, y para la especie *S. lederi* Navás, 1912 (Satar *et al.*, 2014a), presente en el Medio Este (Anatolia, Líbano, Israel, Siria e Irán), que además se ha estudiado mediante microscopía electrónica. Además, Stange (2004) afirma haber recolectado larvas de este género incluyéndolas en sus claves, aunque no describe ninguna.

***Solter lliber* Navás, 1912.**

Especie descrita por primera vez durante el desarrollo de la presente Tesis (Badano *et al.*, 2014). Primera vez que se estudia mediante microscopía electrónica.

Material estudiado.

España. Almería: Rambla Oasis, Tabernas, 15.VI.2013, 1 larva de tercer estadio, F. Acevedo y M. A. Dionisio legs., 7.VII.2013, 1 larva de tercer estadio, 2 larvas de 2º estadio, F. Acevedo, V. J. Monserrat y D. Badano legs.

Descripción (Figs. 3.31, 3.32).

Larva de tamaño medio entre las hormigas-león. Tamaño: longitud del cuerpo 13.32 mm; longitud cápsula cefálica 2.95 mm (2.85–3.01), anchura cápsula cefálica 2.45 mm (2.35–2.55), longitud mandibular 3.05 mm (2.90–3.15), anchura cápsula cefálica / longitud cápsula cefálica 0.88, longitud mandibular / longitud cápsula cefálica 1.03.

Coloración general ocre con marcas oscuras; zona ventral del cuerpo muy pálida, blanquecina; setas del cuerpo negras.

Cápsula cefálica dorsalmente marrón amarillento con un par de manchas medias marrones oscuras; zona del clípeo-labro marrón oscuro; zona ventral de la cabeza pálida, sin marcas excepto las piezas mandibulares que son oscuras (Fig. 3.31).

Cabeza de forma rectangular, más larga que ancha (Figs. 1.7-B, 3.31). Parte dorsal de la cabeza cubierta con numerosos dolichaster negros pequeños (el mayor apenas cuatro veces más largo a su diámetro, el menor no llega a dos veces su diámetro) extraordinariamente ornamentados, con líneas longitudinales numerosas muy marcadas y grandes dentículos puntiagudos muy numerosos (Figs. 3.31, 3.32-B). Aparecen además algunas setas plumosas muy gruesas, no demasiado largas, y bien ramificadas, aunque las ramificaciones no son demasiado largas (Fig. 3.32-B). Ventralmente poseen numerosos dolichaster más estrechos y largos que los dorsales (mínimo cinco veces más largos a su diámetro), con ornamentación muy acusada de líneas longitudinales muy marcadas aunque no muy numerosas, y dentículos grandes y puntiagudos (Figs. 1.7-B, 3.31, 3.32-C). El margen del clípeo-labro muestra una incisión media profunda; en esta zona crecen dolichaster negros robustos y largos (longitud más de cuatro veces su diámetro) (Figs. 1.7-B, 3.31, 3.32-A, 3.32-C). Las antenas son largas y delgadas, y están compuestas por al menos 14 flagelómeros (Fig. 3.31). Los tubérculos oculares son pequeños pero prominentes, de color negro (Fig. 3.31). Presentan setas coniformes en la base del tubérculo y aisladamente entre los estemas, y son de longitud variable, mostrando una ornamentación muy notable que abarca la totalidad de la superficie de estas setas, con pocas líneas longitudinales muy marcadas y muchos dentículos grandes y algo menos puntiagudos que los que presentan los dolichaster.

Las mandíbulas tienen coloración marrón (Figs. 1.7-B, 3.31). Son ligeramente más largas que la capsula cefálica y más o menos rectas; poseen tres dientes (Figs. 1.7-B, 3.31, 3.32-A). El diente medio es el más largo y está mucho más cerca del diente apical que del diente basal. La distancia entre la base mandibular y el diente basal es aproximadamente igual a la distancia entre el diente basal y el diente apical (Figs. 1.7-B, 3.31, 3.32-A). Poseen de cinco a siete pseudodientes intercalados con setas coniformes más pequeñas entre la base de la mandíbula y el diente basal, dos o tres pseudodientes intercalados con setas coniformes más pequeñas entre diente basal y diente medio, y una seta coniforme robusta entre diente medio y diente apical: (5-7)(2-3)(0-1)(0) (Figs. 1.7-B, 3.31, 3.32-A). La superficie de estos pseudodientes y setas coniformes intercaladas es marcada, con numerosas líneas longitudinales y dentículos pequeños, de punta más bien roma. La superficie dorsal de la mandíbula está cubierta con setas truncadas cortas y negras intercaladas con algunas setas coniformes, todas con ornamentación de líneas longitudinales profundas y no muy juntas, y numerosos dentículos grandes y puntiagudos. La parte ventral de la mandíbula está equipada con setas truncadas y coniformes, tanto en el lateral interno como en el externo, cortas y del mismo tipo de ornamentación que las de la parte dorsal de la mandíbula (Figs. 1.7-B, 3.32-A). Además, el margen externo de la mandíbula está equipado con setas filiformes, más largas hacia la base y con la misma ornamentación marcada (Figs. 1.7-B, 3.31, 3.32-A). Existe en la zona lateral externa de la inserción mandibular un conjunto de dolichaster agrupados, muy robustos y largos (más de cinco veces en longitud su diámetro), con superficie ornamentada de forma similar a los dolichaster de la región cefálica dorsal. Los palpos labiales son alargados, más anchos que la

anchura basal de la mandíbula (Figs. 1.7-B, 3.31, 3.32-A, 3.32-C). El cuarto palpómero es más largo que los palpómeros segundo y tercero juntos. Palpómero basal, y palpómeros segundo y tercero cubiertos con dolichaster negros (palpómeros segundo y tercero solamente tienen dos o tres), muy similares a los de la zona ventral de la cabeza (Figs. 1.7-B, 3.31, 3.32-A, 3.32-C).

En el tórax, el pronoto está densamente cubierto con robustos dolichaster, la mayoría pequeños aunque de tamaño diverso (longitud desde dos veces su diámetro hasta más de cinco veces), con una ornamentación en su superficie extraordinariamente marcada, con líneas longitudinales muy acusadas aunque no muy juntas, y enormes y numerosos dentículos puntiagudos (Figs. 3.31, 3.32-D). También aparecen setas plumosas largas, no muy gruesas, y bien ramificadas (Fig. 3.32-D). El resto del tórax presenta la misma quetotaxia, aunque hacia los procesos setíferos aparecen setas filiformes gruesas y no muy largas, bien ornamentadas con numerosas líneas longitudinales marcadas y dentículos no muy grandes pero numerosos, más o menos puntiagudos. Los espiráculos mesotorácicos son sésiles (Fig. 3.31). Los procesos setíferos mesotorácicos son pedunculados (Fig. 3.31).

Las patas muestran coloración pálida (Fig. 3.31). Presentan setas filiformes sin ornamentación apreciable. Las patas metatorácicas poseen una franja de largas setas filiformes no ornamentadas; con algunas setas coniformes robustas intercaladas, de ornamentación marcada con líneas longitudinales, y pequeños y numerosos dentículos.

El abdomen está cubierto de setas truncadas negras, intercaladas con dolichaster de diverso tamaño (desde dos a cinco veces su diámetro de largo) (Figs. 3.31, 3.32-E). Ambos tipos de setas presentan ornamentación muy acusada de pocas líneas longitudinales muy marcadas, y grandes dentículos puntiagudos no muy numerosos (Fig. 3.32-E). Aparecen también setas plumosas gruesas, largas y bien ramificadas; y setas filiformes hacia los laterales, más largas en los procesos setíferos, con ornamentación similar a las de los procesos setíferos torácicos (Figs. 3.31, 3.32-E). Ventralmente, se observan setas filiformes muy estrechadas hacia su ápice, con ornamentación de líneas longitudinales muy poco marcadas y dentículos muy puntiagudos, pequeños y numerosos (Figs. 3.31, 3.32-F). Los procesos setíferos abdominales son sésiles (Fig. 3.31). Los espiráculos abdominales no son muy prominentes (Fig. 3.31). El esternito VIII presenta procesos odontoides muy pequeños (Fig. 3.31). El esternito IX está provisto cerca de su porción terminal de algunas setas excavadoras, robustas y acabadas en punta, sin ornamentación (Figs. 3.31, 3.32-F). Poseen dos pequeños rastrillos en el extremo, cada uno portando cuatro setas excavadoras largas, de las cuales las del par interno son las más cortas y las del par externo las más largas; estas setas no muestran ornamentación y son puntiagudas (Figs. 3.31, 3.32-F).

Biología: los ejemplares larvarios fueron recolectados en el semidesierto de Tabernas, en Almería (sur-este de España), uno de los puntos más secos de toda Europa, y cuyo paisaje está caracterizado por ramblas secas con vegetación limitada y esparcida. Las larvas fueron descubiertas enterradas entre el sustrato muy fino que llena las numerosas cavidades pequeñas típicas de las paredes de arenisca.

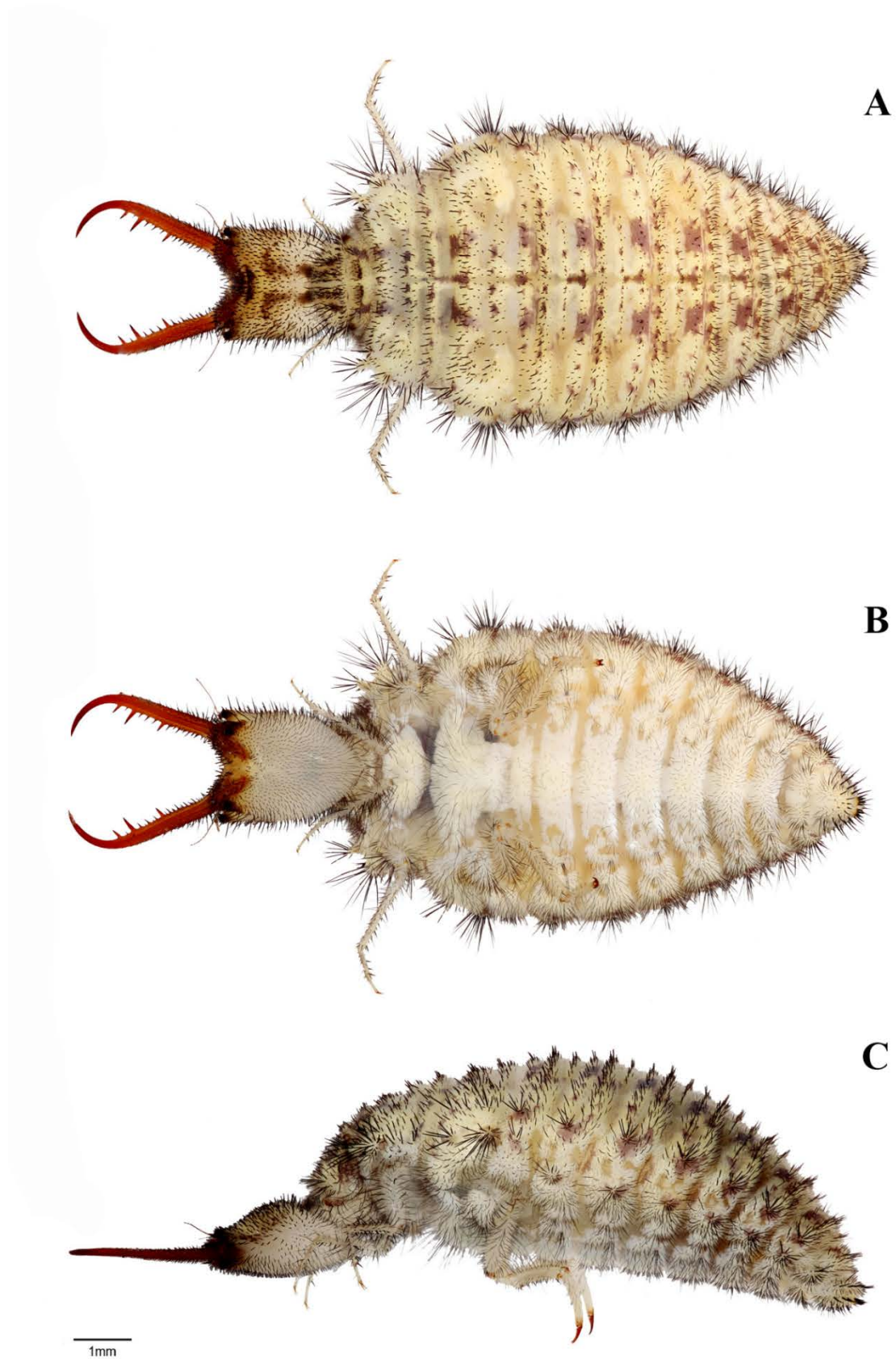


Figura. 3.31. *Solter liber* Navás, 1912, tercer estadio larvario. A: vista dorsal; B: vista ventral; C: vista lateral (según Badano *et al.*, 2014).

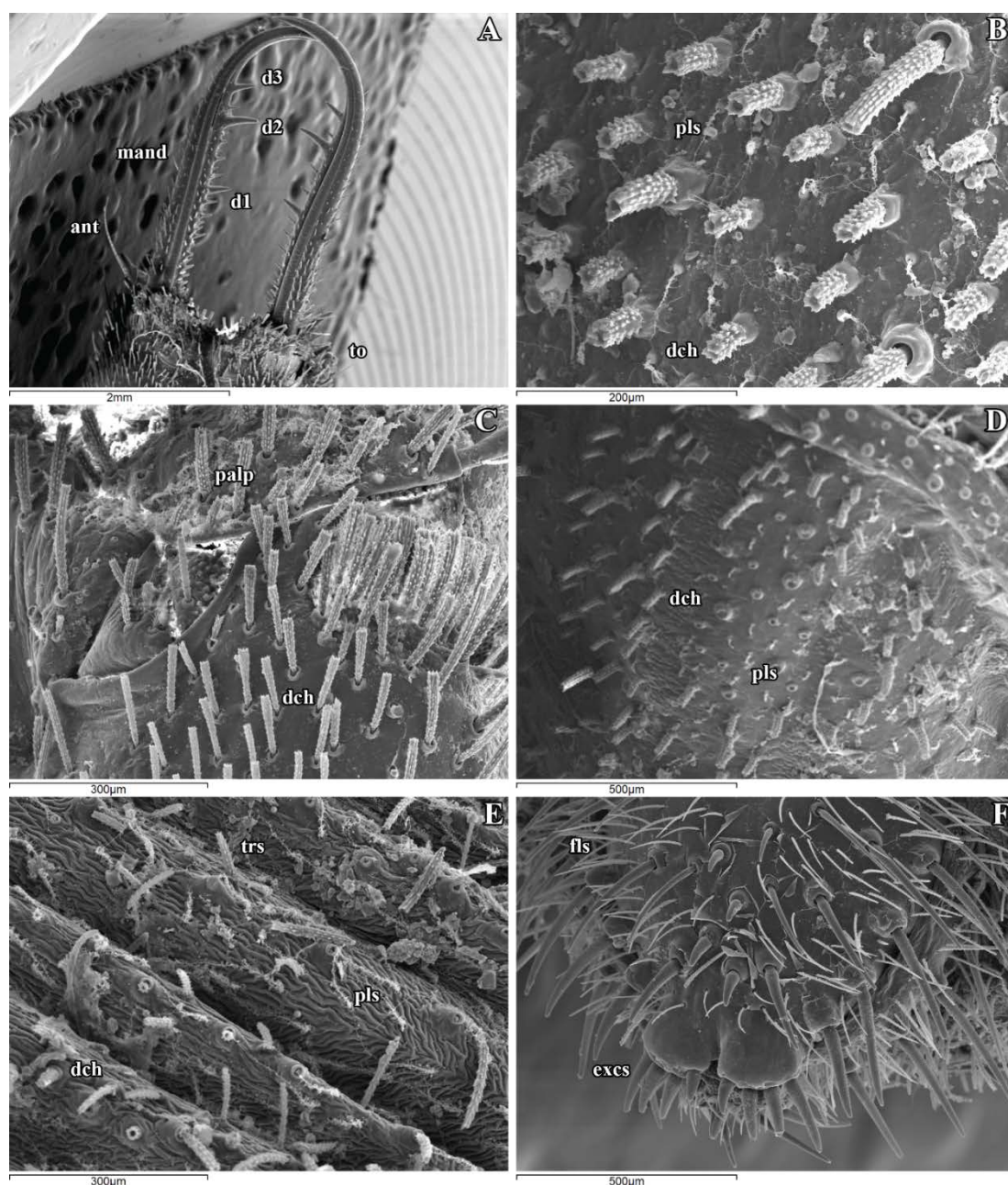


Figura 3.32. Imágenes en SEM del tercer estadio larvario de *Solter liber* Navás, 1912. A: zona anterior de la cabeza, mandíbulas y maxilas en vista ventral; B: detalle de las setas de la zona media de la cabeza, vista dorsal; C: detalle de las setas de la región ventral de la cabeza y palpómero basal, vista latero-ventral; D: detalle de las setas del pronoto, vista dorsal; E: setas de la zona dorsal del abdomen, vista dorsal; F: extremo abdominal, vista ventral. Abreviaturas: ant: antenas; dch: dolichasters; d1, d2, d3: dientes; excs: setas excavadoras; fls: setas filiformes; mand: mandíbula; max: maxila; palp: palpo labial; pls: setas plumosas; spr: espiráculo respiratorio; to: tubérculo ocular; trs: setas truncadas.

Comportamiento: son depredadores al acecho que no construyen trampas de caída y son capaces de moverse hacia delante y hacia atrás; también son expertos escaladores. En posición de reposo, las larvas permanecen quietas realizando pocos movimientos y completamente enterradas en el sustrato, emergiendo únicamente los tubérculos oculares. Las mandíbulas se mantienen ampliamente abiertas a más de 180°. Cuando las larvas consiguen atrapar exitosamente a las presas, estas últimas generalmente no son enterradas bajo la superficie.

Tribu Acanthaclisini Navás, 1912.

Probablemente los estadios larvarios de esta tribu son los más conocidos comparativamente, sobre todo después de la revisión de Stange y Miller (1985).

Diagnosis de los estadios larvarios del género del género *Acanthaclisis* Rambur, 1842.

Margen anterior del clipeo-labro con un proceso medio cuneiforme; cabeza en la zona dorsal con setas coniformes pequeñas y robustas, y setas plumosas gruesas y largas; mandíbulas ensanchadas basalmente, equipadas con tres dientes en los que el diente medio el ligeramente más largo que el resto, y el diente apical está en diferente ángulo que los demás; zona ventral de la cápsula cefálica con setas filiformes esparcidas; pronoto densamente cubierto por setas coniformes pequeñas y robustas y setas plumosas gruesas; tórax con procesos setíferos sésiles; abdomen con setas tubulares tanto dorsal como ventralmente; esternitos abdominales VIII y IX con setas excavadoras extremadamente gruesas, sin estrecharse.

De las siete especies del género, además de la especie aquí tratada, sólo la larva de la especie estrechamente relacionada y presente en Rusia *A. pallida* ha sido descrita (Luppova, 1969), y de acuerdo con este estudio las larvas de ambas especies parecen ser muy similares, pudiéndose identificar mediante el color de las mandíbulas.

***Acanthaclisis occitanica* (Villers, 1789).**

La larva de esta especie realmente fue descrita por primera vez como *Myrmeleon libelluloides* en Percheron (1833), y ha sido repetidamente confundida con *Synclisis baetica* en trabajos antiguos (Dufour, 1854; Ferrari, 1864; Girard, 1875; DuBois, 1899). Sin embargo, fue Brauer (1855) el primero en realizar una descripción precisa incluyendo además datos sobre su ecología y comportamiento. Es una especie de gran tamaño, tratada numerosas veces de forma posterior (Hagen, 1873; Redtenbacher, 1884; Steffan, 1975; Willmann, 1977; Gepp y Hölzel, 1989; Gepp, 2010; Krivokhatsky, 2011; Badano y Pantaleoni, 2014). Es la primera vez que ha sido estudiada mediante técnicas de microscopía electrónica.

Material estudiado.

España. Alicante: El Pinet, 17.VII.2015, 2 larvas de tercer estadio, 2 larvas de 1er estadio. Almería: Amoladeras, 14.VII.2012, 1 larva de tercer estadio, 14.IX.2013, 1 larva de 1er estadio, 21.VII.2014, 1 larva de tercer estadio; Punta Entina-Sabinar, 25.VII.1992, 1 larva de tercer estadio, J. Hidalgo leg., 15.IX.2013, 2 larvas de 1er estadio; Rambla Torregarcía, 15.VI.2013, 1 larva de tercer estadio, 11.VII.2014, 3 larvas de tercer estadio; Retamar, 12.VII.2012, 2 larvas de tercer estadio, 12.VIII.2012,

1 larva de tercer estadio, 22.VII.2014, 1 larva de tercer estadio; San José, Playa de Mónsul, 20.VII.2011, 1 larva de tercer estadio; San José, Playa de los Genoveses, 6.VII.2013, 1 larva de tercer estadio, 1 larva de 2º estadio, F. Acevedo, V. J. Monserrat y D. Badano legs. Cádiz: Bolonia, 5.IV.2015, 2 larvas de tercer estadio.

Descripción (Figs. 3.33, 3.34).

Tamaño: longitud del cuerpo 24.44 mm; longitud cápsula cefálica 4.77 mm (4.33–5.40), anchura cápsula cefálica 4.15 mm (4.00–4.32), longitud mandibular 3.96 mm (3.60–4.37), anchura cápsula cefálica / longitud cápsula cefálica 0.86, longitud mandibular / longitud cápsula cefálica 0.83.

Coloración general grisácea con un patrón oscuro; zona ventral pálida con puntos oscuros; setas del cuerpo negras (Fig. 3.33).

Cápsula cefálica con marcas oscuras en las zonas dorsal y lateral; zona ventral de la cabeza pálida con un área oscura cubriendo las piezas bucales, y puntos aislados en la inserción de las setas ventrales (Fig. 3.33).

Cabeza más o menos rectangular, un poco más larga que ancha (Figs. 3.33, 3.34-A). Dorsalmente presenta numerosas setas coniformes, muy robustas y pequeñas, débilmente ornamentadas en superficie con líneas longitudinales numerosas muy poco marcadas y dentículos puntiagudos muy pequeños, casi imperceptibles, y que se diluyen hacia el extremo de las setas (Figs. 3.33, 3.34-A, 3.34-B). Intercaladas existen setas plumosas muy gruesas, largas y bien ramificadas, con las ramificaciones también largas (Fig. 3.34-A, 3.34-B). En la zona ventral de la cápsula cefálica las setas son filiformes, acabadas ligeramente en punta roma y sin ornamentación aparente, intercaladas con pocas setas plumosas gruesas, largas y bien ramificadas. Además, en la zona que rodea las mandíbulas aparecen también setas coniformes similares a las de la zona dorsal. El margen anterior del labro muestra un proceso redondeado o cuneiforme, de coloración clara que contrasta con las mandíbulas (Figs. 3.33, 3.34-A). Poseen aquí setas coniformes largas y robustas, con escasa ornamentación, similar a las setas coniformes del dorso de la cabeza. Las antenas son largas y robustas, compuestas por al menos 15 flagelómeros (Figs. 3.33, 3.34-A). Los tubérculos oculares son pequeños y no prominentes (Figs. 3.33, 3.34-A). Aparecen en ellos, tanto en su base como entre los estemas, setas coniformes pequeñas con poca ornamentación, similares a las de la zona dorsal (Figs. 3.33, 3.34-A). También hay algunas setas plumosas gruesas, largas y bien ramificadas tanto en la zona basal como entre los estemas intercaladas con las setas coniformes.

Las mandíbulas son muy oscuras, casi negras (Fig. 3.33). Son muy robustas, más cortas que la cápsula cefálica (Figs. 3.33, 3.34-A). Están equipadas con tres dientes en los que el diente medio es ligeramente más largo que los demás. Son característicamente más anchas a la altura del diente basal que en el resto de su recorrido. El diente apical se encuentra en diferente ángulo que los otros dos dientes. Setas mandibulares interdentes: (más de 2)(2)(1-2)(0) (Figs. 3.33, 3.34-A). Estas setas interdentes son coniformes, más pequeñas entre base mandibular y diente basal, muy robustas las que están entre los dientes basal y medio, y medio y apical; muestran la superficie ornamentada muy débilmente, con líneas longitudinales numerosas pero poco perceptibles, y dentículos muy pequeños (Fig. 3.34-A). Zonas dorsal y ventral de la mandíbula (tanto en la zona interna como externa) están provistas de setas coniformes muy pequeñas y robustas, escasamente ornamentadas en superficie, que

alcanzan la altura del diente apical aunque de forma aislada (Fig. 3.34-A). En el margen externo de las mandíbulas existe una cobertura de setas filiformes robustas acabadas en punta roma, que llegan aproximadamente hasta la altura del diente medio (Figs. 3.33, 3.34-A). Presentan en la zona lateral externa de la inserción mandibular un conjunto de setas truncadas, muy robustas y largas, con superficie ornamentada de forma suave con líneas longitudinales y pequeños dentículos poco evidentes. Los palpos labiales poseen cuatro segmentos articulados. Los palpómeros 2-4 son mucho más cortos que la anchura basal de la mandíbula. El palpómero cuarto es más largo que los palpómeros segundo y tercero juntos (Fig. 3.33). Palpómero basal, y palpómeros segundo y tercero cubiertos con setas coniformes. Estas setas son alargadas en los segmentos segundo y tercero, y en la región del margen anterior del palpómero basal, y son cortas en el resto del palpómero basal. Aparecen una o dos de ellas en los palpómeros segundo y tercero, y son relativamente numerosas en el segmento basal; la ornamentación que presentan es similar a la descrita para las setas coniformes de la región cefálica dorsal, con numerosas líneas longitudinales escasamente perceptibles y dentículos puntiagudos muy pequeños.

En el tórax, el pronoto está densamente cubierto por setas coniformes, pequeñas y robustas, con superficie ornamentada débilmente por numerosas líneas longitudinales y dentículos puntiagudos poco perceptibles, desapareciendo esta ornamentación hacia el ápice de las setas (Figs. 3.33, 3.34-C, 4.6-B). Además existen numerosas setas plumosas muy largas y gruesas y con fuerte ramificación a lo largo de toda la superficie del pronoto (Figs. 3.34-C, 4.6-B). En el resto de la superficie torácica dorsal, además de estas setas del pronoto (donde las setas coniformes son algo más largas en meso- y metanoto que en el pronoto), se observan setas filiformes estrechas y no muy largas, con ornamentación muy débil de numerosas líneas longitudinales y dentículos apenas perceptibles hacia los laterales. Las setas filiformes más largas son las de los procesos setíferos (Fig. 3.33). Los espiráculos mesotorácicos son oscuros, y sésiles (Fig. 3.33). Los procesos setíferos son sésiles (Fig. 3.33).

Las patas son pálidas (Fig. 3.33). Presentan una franja de setas filiformes sin ornamentación apreciable en el fémur. En las patas metatorácicas también existen algunas setas coniformes, de superficie muy débilmente ornamentada.

El abdomen muestra la superficie dorsal cubierta de negras setas filiformes y setas tubulares, sin ornamentación aparente, no demasiado largas; y algunas setas plumosas largas, gruesas y bien ramificadas (Figs. 3.33, 3.34-D). Hacia las zonas laterales poseen setas filiformes más largas llegando a los procesos setíferos (Fig. 3.33), con ornamentación casi imperceptible, similares a las de los procesos setíferos torácicos. Ventralmente, están provistos de setas filiformes y setas tubulares largas y estrechas, sin ornamentación visible, siendo más numerosas hacia los últimos esternitos que en los primeros segmentos (Figs. 3.33, 3.34-E, 3.34-F). Los procesos setíferos abdominales son sésiles. Los espiráculos abdominales son oscuros (Fig. 3.33). El esternito abdominal VIII no presenta procesos odontoides; en él existen numerosas setas excavadoras muy robustas y de morfología peculiar: son extremadamente gruesas desde la raíz hasta el extremo y no presentan ninguna ornamentación (Figs. 3.33, 3.34-E, 3.34-F). Además de éstas, numerosas setas tubulares no ornamentadas en superficie crecen en esta zona. El esternito IX tiene forma redondeada, y está equipado con muchas setas excavadoras muy robustas y setas tubulares no ornamentadas similares a las que se encuentran en el esternito anterior (Figs. 3.33, 3.34-F). No presentan rastrillos ni *fossoria* (Figs. 3.33, 3.34-F).

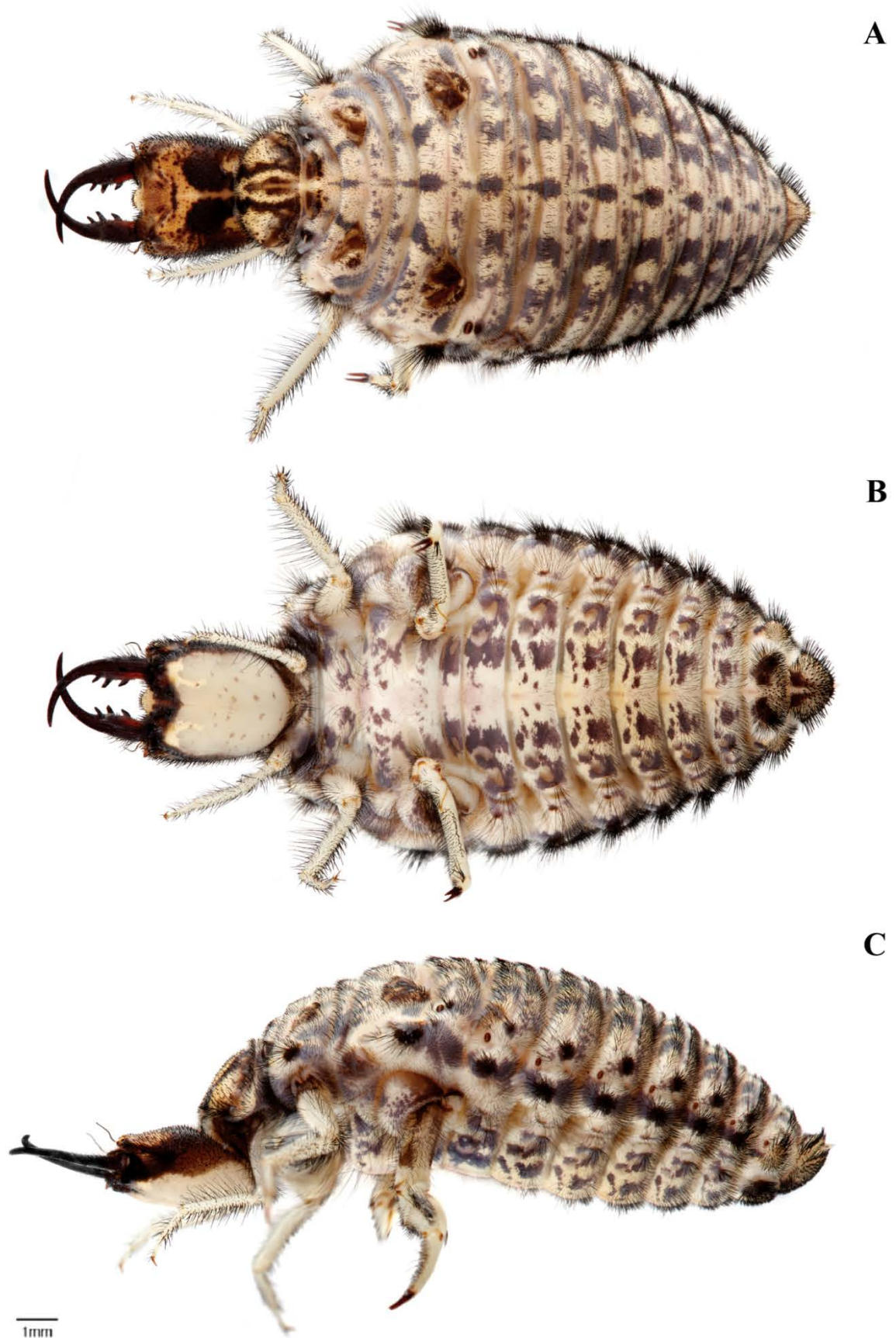


Figura. 3.33. *Acanthaclisis occitanica* (Villers, 1789), tercer estadio larvario. A: vista dorsal; B: vista ventral; C: vista lateral.

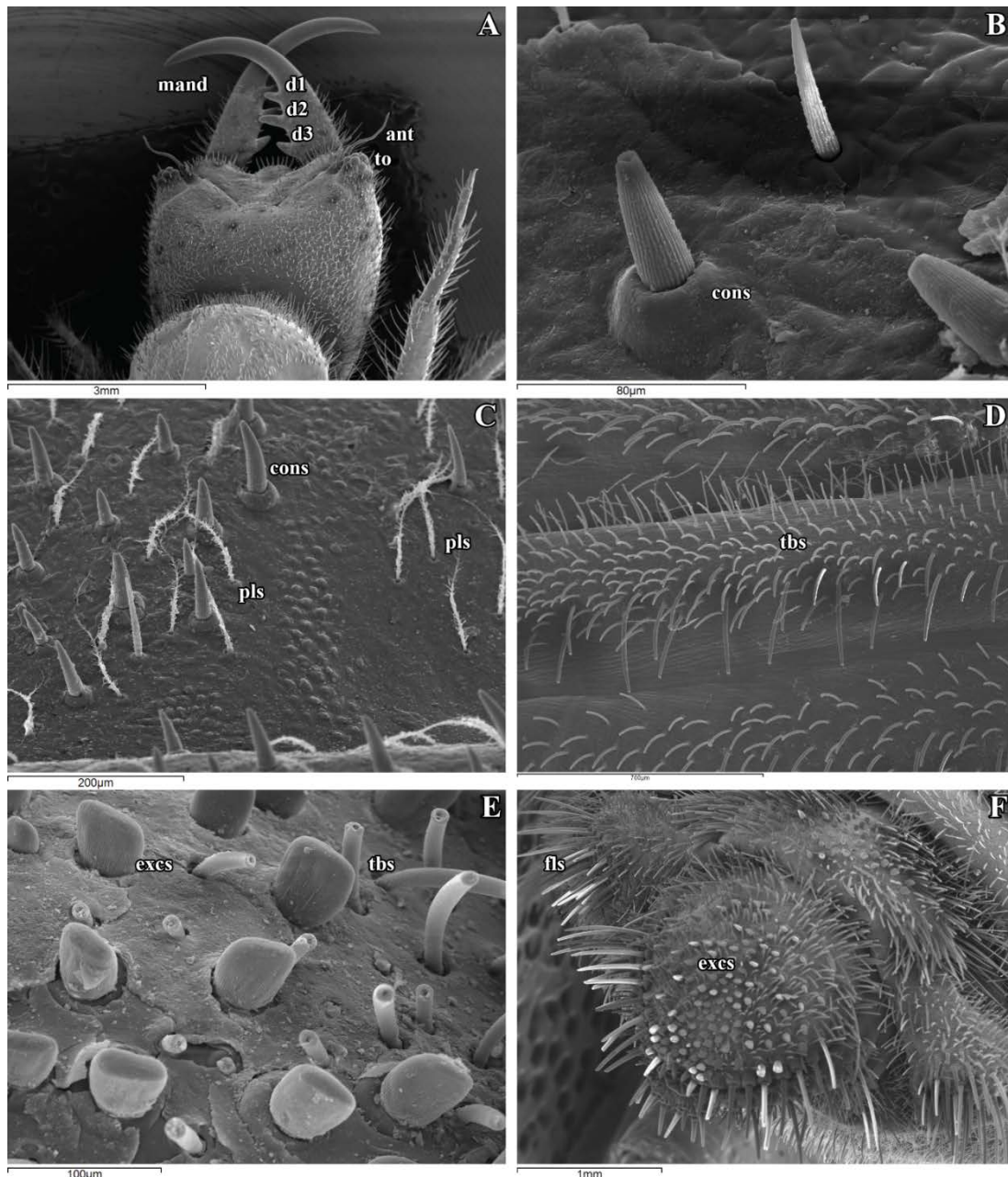


Figura 3.34. Imágenes en SEM del tercer estadio larvario de *Acanthaclisis occitanica* (Villers, 1789). A: cabeza y mandíbulas, vista dorsal; B: detalle de las setas de la zona media de la cabeza, vista dorsal; C: detalle de las setas del pronoto, vista dorsal; D: setas de la zona dorsal del abdomen, vista dorsal; E: setas de la zona ventral del abdomen, vista ventral; F: extremo abdominal, vista ventral. Abreviaturas: ant: antenas; cons: setas coniformes; d1, d2, d3: dientes; excs: setas excavadoras; fls: setas filiformes; mand: mandíbula; pls: setas plumosas; tbs: setas tubulares; to: tubérculo ocular.

Biología: las larvas de *A. occitanica* son habitantes típicos de las dunas que se sitúan algo alejadas del mar (retrodunas), en zonas con una vegetación relativamente compleja, caracterizada por la presencia de arbustos o árboles, y donde la arena es rica en restos orgánicos. Además, esta especie ha sido encontrada en hábitats arenosos lejos de la costa como depósitos fluviales, estepas y dunas relictas. Se encuentran frecuentemente escondidas entre las raíces, cerca de las bases de los árboles o debajo de arbustos.

Comportamiento: depredadores al acecho, permanecen enterradas completamente inmóviles esperando a sus presas, a veces asomando por encima del sustrato la región apical de sus mandíbulas. Son capaces de andar hacia delante y hacia atrás rápidamente, y son capaces de trepar rápidamente. Al ser molestadas, pueden hacerse las muertas durante unos instantes, o tratar de atacar.

Tamaño de los capullos: los capullos que realiza esta especie tienen un diámetro con una media de 20,1 mm.

Diagnosis de los estadios larvarios del género del género *Synclisis* Navás, 1919.

Mandíbulas débilmente ensanchadas en la altura del diente basal; equipadas con tres dientes equidistantes, el diente apical es el más largo; no hay setas entre la base de la mandíbula y el diente basal; cabeza y tórax dorsalmente cubiertos de pequeñas setas coniformes, sin setas plumosas intercaladas; espiráculos mesotorácicos sésiles; tórax con procesos setíferos sésiles; patas con un mechón de setas filiformes en la parte posterior de la tibia, especialmente evidente en las patas metatorácicas; esternitos abdominales VIII y IX con setas tubulares y setas excavadoras puntiagudas.

Las larvas de este género también han sido descritas para la especie *S. kawaii* (Nakahara, 1913) (Stange *et al.* 2003).

***Synclisis baetica* (Rambur, 1842).**

La larva de este taxón es probablemente la mejor conocida de las especies que no fabrican trampas de caída en forma de cono en Europa. Desde su primera descripción correcta realizada por Redtenbacher (1884), seguida por la que dio Meinert (1889) (a pesar de que este último autor la identificó como “*Myrmeleon pallidipennis*” Rambur?), ha sido extensamente estudiada (Poll, 1936; Principi 1947; Richard 1952; Richard y Pons 1952; Saffré 1957; Steffan 1975; Stange y Miller 1985; Gepp y Hölzel 1989; Gepp 2010; Krivokhatsky 2011; Badano y Pantaleoni 2014). Como se ha indicado para *A. occitanica*, existe una larga lista de errores de identificación entre ambas especies. El trabajo más completo sobre la larva de esta especie es el de Principi (1947), donde se detalla extensamente su morfología, ciclo vital, ecología y comportamiento. Nunca se había realizado hasta la fecha un estudio de la larva de esta especie utilizando técnicas de microscopía electrónica.

Material estudiado.

España. Alicante: El Pinet, 17.VII.2015, 3 larvas de tercer estadio, 1 larva de 1er estadio; Playa de los Arenales del Sol, 25.VIII.1995, 1 larva de tercer estadio, V. Ortuño leg. Almería: Almería, 19.VI.1983, 1 larva de tercer estadio, I. Díaz leg.; Cabo de Gata, 23.III.1978, 1 larva de tercer estadio, Ochotorena leg., 14.VII.2012, 1 larva

de 2º estadio; Playa de Mojácar, 6.IV.1982, 1 larva de tercer estadio, 2 larvas de 2º estadio, 1 larva de 1er estadio, V. J. Monserrat leg.; Punta Entina-Sabinar, 16.VI.1989, 1 larva de tercer estadio, Unidad de Zoología de Granada leg.; Rambla Morales, 14.IX.2014, 1 larva de tercer estadio, Rodalquilar, El Playazo, 11.VII.2014, 1 larva de tercer estadio, 1 larva de 1er estadio, 12.VII.2014, 1 larva de tercer estadio; San José, 25.V.2003, 1 larva de 2º estadio, V. J. Monserrat leg.; San José, Playa de Mónsul, 7.V.2011, 1 larva de tercer estadio, 28.VI.2011, 1 larva de 2º estadio; San José, Playa de los Genoveses, 14.VII.2012, 1 larva de tercer estadio, 16.VI.2013, 2 larvas de tercer estadio, 1 larva de 2º estadio, 14.VII.2013, 1 larva de tercer estadio. Cáceres: Zafra, s. f., 1 larva de tercer estadio, V. J. Monserrat leg. Cádiz: Barbate (marismas), 20.VI.2012, 2 larvas de tercer estadio, 1 larva de 2º estadio, 2 larvas de 1er estadio; Bolonia, 27.III.1991, 8 larvas de tercer estadio, 4 1 larvas de 2º estadio, 2 larvas de 1er estadio, V. J. Monserrat leg., 16.IV.2003, 1 larva de tercer estadio, 1 larva de 2º estadio, 1 larva de 1er estadio, V. J. Monserrat leg., 5.IV.2015, 3 larvas de tercer estadio; Caños de Meca, 3.V.2002, 5 larvas de 2º estadio, V. J. Monserrat leg., 22.V.2004, 4 larvas de 2º estadio, V. J. Monserrat leg., 24.V.2012, 1 larva de tercer estadio; Sanlúcar de Barrameda, 9.IV.1983, 1 larva de tercer estadio, C. Urones leg.; Tarifa, 29.III.1991, 1 larva de tercer estadio, 2 larvas de 2º estadio, V. J. Monserrat leg.; Torregorda, 6.X.1976, 1 larva de 1er estadio, V. J. Monserrat leg.; Trafalgar (faro), 20.VI.2012, 1 larva de 2º estadio; Zahara de los Atunes, 2.V.2002, 3 larvas de tercer estadio, 6 larvas de 2º estadio, V. J. Monserrat leg.,. Gerona: Playa de Rosas, 12.VII.2006, 1 larva de tercer estadio, V. J. Monserrat leg. Huelva: Doñana, 3.X.1986, 1 larva de 2º estadio, V. J. Monserrat leg. Islas Baleares: Ibiza, Las Salinas, 17.VII.2010, 1 larva de tercer estadio, V. J. Monserrat leg. Murcia: Mazarrón, 6.V.1978, 1 larva de 2º estadio, Mª J. Cantó leg.; Playa de Calblanque, 20.IX.1995, 1 larva de tercer estadio, V. J. Monserrat leg., 20.IX.1997, 1 larva de tercer estadio, V. J. Monserrat leg., 28.VIII.2005, 1 larva de 2º estadio, V. J. Monserrat leg., 30.VIII.2005, 2 larvas de tercer estadio, V. J. Monserrat leg., 18.VIII.2011, 1 larva de tercer estadio; Puntas de Calnegre, 20.VIII.2011, 1 1 larva de tercer estadio, 1 larva de 1er estadio. Pontevedra: Hío, Playa de Barra, 4.V.1985, 1 larva de tercer estadio, 2 larvas de 2º estadio, V. J. Monserrat leg.

Descripción (Figs. 3.35, 3.36).

Tamaño: longitud del cuerpo 20.75 mm; longitud cápsula cefálica 4.75 mm (4.00–4.95), anchura cápsula cefálica 3.62 mm (2.90–3.96), longitud mandibular 4.05 mm (3.50–4.42), anchura cápsula cefálica / longitud cápsula cefálica 0.77, longitud mandibular / longitud cápsula cefálica 0.85.

Coloración general muy pálido, similar a la arena con un patrón negro en la zona dorsal, zona ventral blanquecina, sin manchas; cuerpo cubierto con setas negras y robustas y setas pilosas blanquecinas (Fig. 3.35).

Curiosamente, los ejemplares vivos de esta especie presentan a veces en la zona dorsal del tórax pequeñas manchas rojizas en los tres estadios. Esta coloración se pierde en la etapa final del desarrollo larvario, y normalmente también cuando son conservados en alcohol.

Cápsula cefálica con un par de marcas dorsales oscuras grandes; la zona ventral y las laterales sin manchas (Fig. 3.35).

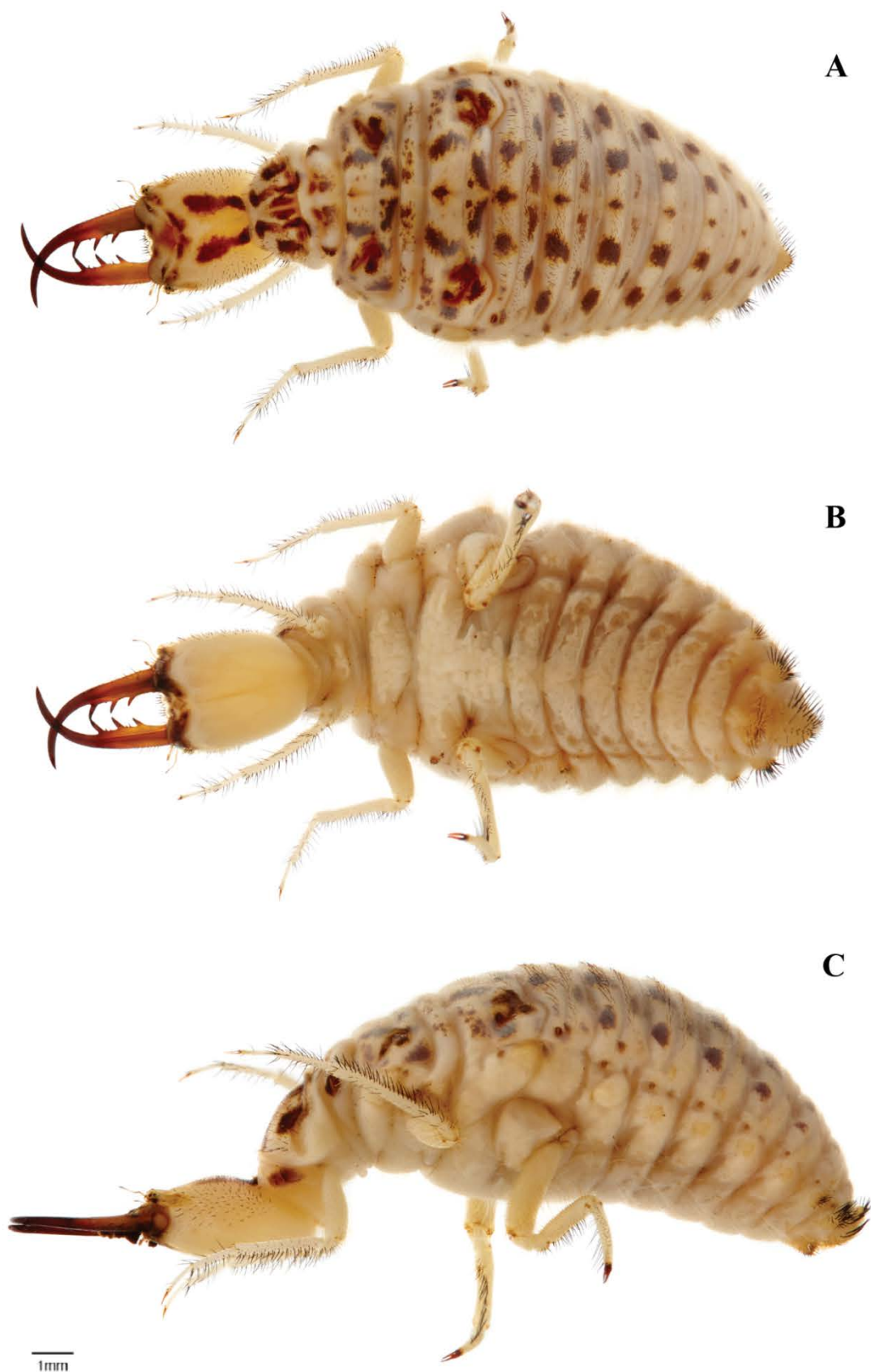


Figura. 3.35. *Synclisis baetica* (Rambur, 1842), tercer estadio larvario. A: vista dorsal; B: vista ventral; C: vista lateral.

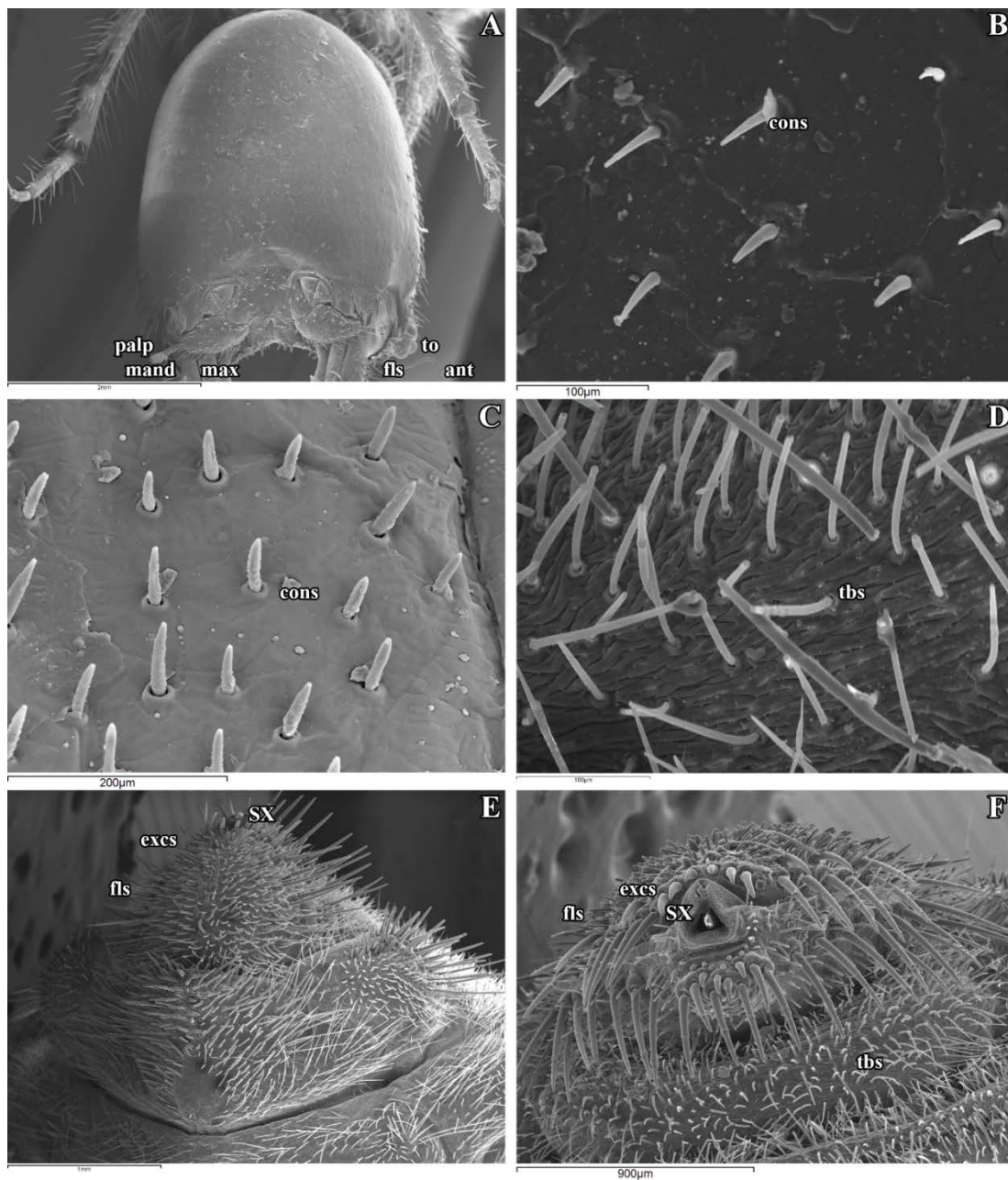


Figura 3.36. Imágenes en SEM del tercer estadio larvario de *Synclisis baetica* (Rambur, 1842). A: cabeza, palpos labiales y zona de inserción de mandíbulas y maxilas, vista dorsal; B: detalle de las setas de la zona media de la cabeza, vista dorsal; C: detalle de las setas del pronoto, vista dorsal; D: setas de la zona dorsal del abdomen, vista dorsal; E: setas de la zona ventral del abdomen y extremo abdominal, vista ventral; F: extremo abdominal, vista dorso-caudal. Abreviaturas: ant: antenas; cons: setas coniformes; excs: setas excavadoras; fls: setas filiformes; mand: mandíbula; max: maxila; SX: segmento abdominal X; tbs: setas tubulares; to: tubérculo ocular.

Cabeza rectangular, más larga que ancha (Figs. 3.35, 3.36-A). En la zona dorsal de la cápsula cefálica presenta numerosas setas coniformes puntiagudas, cortas y no demasiado robustas (Fig. 3.35, 3.36-B). Estas setas están débilmente ornamentadas en superficie con líneas numerosas longitudinales muy poco marcadas y dentículos puntiagudos muy pequeños, casi imperceptibles, que desaparecen hacia el ápice de estas setas. En la zona ventral solo existe quetotaxia en la región anterior rodeando las zonas mandibular, del margen del labro y los palpos (Figs. 3.35, 3.36-A). Aquí aparecen setas coniformes, no muy robustas, y acabadas ligeramente en punta roma, sin ornamentación aparente. El margen anterior del labro presenta una incisión media débil, formando dos pequeños lóbulos poco marcados; en esta región existen setas coniformes alargadas y robustas, acabadas en punta aguda, con ornamentación débil de muchas líneas longitudinales poco marcadas y pequeños dentículos puntiagudos. Las antenas son largas y robustas, compuestas por al menos 15 flagelómeros. Los tubérculos oculares son pequeños y no prominentes. En ellos crecen setas coniformes pequeñas aisladas entre los estemas, y algunas algo más largas en la base, todas con poca ornamentación similar a las de la zona dorsal.

Las mandíbulas son de coloración marrón claro con el ápice oscuro (Fig. 3.35). Son robustas, ligeramente más cortas que la cápsula cefálica (Fig. 3.35). Se observa un ensanchamiento mandibular muy débil, que se produce entre la base de la mandíbula y el diente basal, y alcanza su máxima anchura a la altura del primer diente, a partir del cual desaparece este pequeño engrosamiento (Fig. 3.35). Poseen tres dientes equidistantes, donde el diente apical es el más largo. Setas mandibulares interdentes: (0-1)(1-2)(1-3)(0) (Figs. 3.35). Estas setas interdentes son coniformes, todas similares en tamaño, robustas, de superficie ornamentada muy débilmente con líneas longitudinales numerosas pero poco perceptibles y dentículos muy pequeños. Las zonas dorsal y ventral de la mandíbula no poseen quetotaxia. El margen externo de las mandíbulas está cubierto por pequeñas setas filiformes intercaladas con algunas coniformes desde la base mandibular hasta el diente apical, presentando una ornamentación apenas perceptible (Figs. 3.35, 3.36-A). Existe en la zona lateral externa de la inserción mandibular un conjunto de setas truncadas, muy robustas y largas, con superficie ornamentada de forma suave con líneas longitudinales y pequeños dentículos. En los palpos labiales, los palpómeros 2-4 son algo más cortos que la anchura basal de la mandíbula (Figs. 3.35, 3.36-A). El cuarto palpómero es más largo que los palpómeros segundo y tercero, aunque no mayor de la longitud de estos palpómeros juntos (Figs. 3.35, 3.36-A). Palpómero basal, y palpómeros segundo y tercero cubiertos con setas coniformes (Figs. 3.35, 3.36-A). Estas setas son más finas y cortas las situadas en los segmentos segundo y tercero, y las más alargadas se encuentran en el margen anterior del palpómero basal (Fig. 3.36-A). Son relativamente numerosas en el segmento basal y aparecen solamente una o dos setas en los palpómeros segundo y tercero. La ornamentación de estas setas es similar a la descrita para las setas coniformes de la región dorsal de la cabeza, con numerosas líneas longitudinales escasamente perceptibles y dentículos puntiagudos muy pequeños.

El tórax está cubierto de pequeñas setas coniformes pequeñas y no muy robustas, acabadas en punta de forma aguda, con superficie ornamentada débilmente consistente en numerosas líneas longitudinales apenas marcadas y dentículos agudos poco perceptibles, diluyéndose la ornamentación hacia el extremo de estas setas (Figs. 3.35, 3.36-C). En el resto de la superficie torácica dorsal, además de las mismas setas descritas en el pronoto, se observan setas filiformes largas hacia las zonas laterales (Fig. 3.35), con ornamentación muy débil de numerosas líneas longitudinales y

dentículos apenas perceptibles. Las setas de los procesos setíferos son las más largas (Fig. 3.35). Los espiráculos mesotorácicos son oscuros, sésiles. (Fig. 3.35) Los procesos setíferos torácicos son sésiles (Fig. 3.35).

Las patas son de coloración pálida (Fig. 3.35). Poseen un mechón de setas filiformes en la parte posterior de la tibia, apenas ornamentadas en superficie, especialmente evidente en las patas metatorácicas. Además las patas metatorácicas presentan algunas setas coniformes intercaladas, con ornamentación apenas marcada.

El abdomen tiene la superficie dorsal cubierta de largas setas tubulares muy numerosas y sin ornamentación, con setas filiformes intercaladas también sin ornamentación marcada (Figs. 3.35, 3.36-D, 3.36-F). En los laterales, las setas filiformes son las predominantes, más largas hacia los procesos setíferos, con ornamentación similar a las de los procesos setíferos torácicos. En la zona ventral, poseen setas tubulares, y setas filiformes largas y sin ornamentación marcada; ambos tipos muy numerosos (Figs. 3.35, 3.36-E, 4.7-D). Los procesos setíferos abdominales son sésiles (Fig. 3.35). Los espiráculos abdominales son oscuros, y no sobresalen (Fig. 3.35). El esternito VIII está cubierto de grandes setas tubulares, más anchas en la proximidad al margen distal del esternito, y algunas setas excavadoras robustas y puntiagudas, sin superficie ornamentada (Figs. 3.35, 3.36-E, 3.35-D, 4.7-D). El esternito IX es de forma triangular, y en él poseen largas setas excavadoras oscuras, puntiagudas y sin superficie ornamentada (Figs. 3.35, 3.36-E, 3.35-D, 4.7-D). No presentan rastrillos ni *fossoria*.

Biología: es una larva particularmente común en dunas costeras mediterráneas, que estén poco alteradas. Las larvas de *S. baetica* están generalmente enterradas en la base de plantas sammófilas, bajo piedras o bajo acumulaciones de materia orgánica, donde se encuentran protegidas de agentes atmosféricos.

Comportamiento: depredadores muy activos y agresivos, extremadamente rápidos. Permanecen enterradas, y al detectar a sus presas, rápidamente avanzan hacia ellas por encima de la superficie del sustrato y las atrapan, enterrándolas hacia atrás a gran velocidad. Se ha visto este comportamiento tanto en ejemplares en su hábitat natural como en condiciones de laboratorio. Son capaces de andar hacia delante y hacia atrás rápidamente, y son ágiles trepadoras. Al ser molestadas, tratan siempre de atacar. Durante el día suelen permanecer escondidas bajo la superficie de la arena, mientras que por la noche pueden ser detectadas mientras andan libremente en las dunas.

Tribu Myrmeleontini Latreille, 1802.

Las larvas de la mayoría de géneros son conocidas, siendo notablemente uniformes en su morfología general (Stange, 2004; Badano y Pantaleoni, 2014).

Diagnos de los estadios larvarios del género del género *Myrmeleon* Linnaeus, 1767.

Margen anterior del clípeo-labro ligeramente cóncavo; mandíbulas con tres dientes equidistantes en el que el diente apical es ligeramente más grande, una seta está presente después del diente apical; margen externo de las mandíbulas provistos de un grupo de largas setas filiformes; palpos labiales normalmente con cuatro segmentos articulados (con algunas excepciones); cabeza, tórax y abdomen dorsalmente cubiertos de setas coniformes robustas, y gruesas setas plumosas; meso- y metatórax con

procesos setíferos sésiles; esternito abdominal VIII provisto de procesos odontoides (ligeramente pronunciados en algunas especies) y con setas coniformes robustas en el margen posterior; esternito abdominal IX al menos con una fila de setas excavadoras y dos pequeños rastrillos cada uno equipado con cuatro setas excavadoras sin acabar en punta aguda. Las patas metatorácicas presentan una torsión que les impide desplazarse hacia delante, pero las confiere mayor fuerza, optimizando el proceso de fabricación de sus trampas de caída en forma de cono.

Las larvas de un gran número de especies del género han sido descritas, siendo el género mejor conocido en este aspecto (Stange 2004), a pesar de que el estado de conocimiento con respecto a sus requisitos ecológicos, y la morfología de muchas de las especies es muy escaso, especialmente en zonas tropicales. Las larvas de la mayoría de especies europeas han sido descritas (ver texto). Mediante SEM, se han tratado previamente las especies ibero-baleáricas *M. formicarius* y *M. inconspicuus* (Eisenbeis y Wichard, 1987; Lipovsek *et al.*, 2009; Nicoli Aldini 2007); la especie europea *M. bore* (Nicoli Aldini 2007), la especie de Cerdeña y Túnez *M. mariaemathildae* Pantaleoni, Cesaroni y Nicoli Aldini, 2010 (Pantaleoni *et al.*, 2010), y la especie arábiga *M. yemenicus* Hölzel, 2002 (Devetak *et al.*, 2010b).

***Myrmeleon formicarius* Linnaeus, 1767.**

Linnaeus (1745, 1758) atribuyó algunas larvas que observó en Öland (Suecia) a este taxón, pero las larvas de esta especie fueron descritas de forma fidedigna por primera vez más de un siglo después por Brauer (1853), como *M. formicalynx*. La larva de *M. formicarius* es una de las mejor conocidas en la familia y ha sido tratada en numerosos trabajos (Hagen, 1873; Redtenbacher, 1883, 1884; Doflein, 1916; Krausse, 1916; Eglin, 1940; Friheden, 1973; Steffan, 1975; Matsura, 1987; Eisenbeis y Wichard, 1987; Gepp y Hölzel, 1989; Gepp, 2010; Krivokhatsky 2011; Badano y Pantaleoni, 2014). Se ha estudiado mediante microscopía electrónica en Eisenbeis y Wichard (1987) y Lipovsek *et al.* (2009).

Material estudiado.

España. Madrid: Abantos, 17.VII.2007, 3 larvas de tercer estadio, 1 larva de 2º estadio, V. J. Monserrat leg., 2.VII.2008, 1 larva de tercer estadio, 1 larva de 2º estadio, V. J. Monserrat leg., 17.VII.2008, 5 larvas de tercer estadio, V. J. Monserrat leg., 31.VII.2008, 3 larvas de tercer estadio, V. J. Monserrat leg., 4.VII.2012, 6 larvas de tercer estadio, 21.VI.2013, 2 larvas de tercer estadio, 29.VI.2013, 1 larva de tercer estadio, 19.VI.2014, 2 larvas de 2º estadio; Abantos, Collado de la Mina, 29.VIII.1993, 2 larvas de tercer estadio, V. J. Monserrat leg.; Manzanares El Real, 7.VII.2003, 1 larva de tercer estadio, V. J. Monserrat leg.; San Martín de Valdeiglesias, 15.V.1985, 1 larva de tercer estadio, V. J. Monserrat leg. Teruel: Fuente de la Señora, Albarracín, 7.VII.1991, 1 larva de tercer estadio, V. J. Monserrat leg., 22.VII.2008, 1 larva de tercer estadio, V. J. Monserrat leg.; Puente Donarque, 29.IV.1987, 1 larva de tercer estadio, V. J. Monserrat leg.; Royuela, 20.VI.1987, 1 larva de tercer estadio, V. J. Monserrat leg.; Villar del Cobo, 20.VI.1987, 1 larva de tercer estadio, V. J. Monserrat leg.

Descripción (Figs. 3.37, 3.38).

Tamaño: longitud del cuerpo 10.12 mm; longitud cápsula cefálica 2.42 mm (2.10–2.63), anchura cápsula cefálica 2.12 mm (1.90–2.40), longitud mandibular 2.58 mm (2.35–2.80), anchura cápsula cefálica / longitud cápsula cefálica 0.88, longitud mandibular / longitud cápsula cefálica 1.07.

Coloración general marrón oscuro con un patrón oscuro, parte ventral pálida con puntos oscuros; setas del cuerpo negras (Fig. 3.37).

Cápsula cefálica presenta la zona dorsal con grandes marcas oscuras pares, zona lateral con grandes marcas oscuras, cara ventral moteada de marrón oscuro con un par de manchas oscuras (Fig. 3.37).

La cabeza es ligeramente más larga que ancha (Fig. 3.37). Dorsalmente está cubierta de setas coniformes de longitud variable, muy robustas, con ornamentación en su superficie de numerosas líneas longitudinales poco marcadas y pequeños denticulos de punta aguda (Figs. 3.37, 3.38-B). También crecen en esta zona numerosas setas plumosas bastante largas, gruesas y con ramificaciones numerosas y largas (Fig. 3.38-B). En la zona ventral de la cápsula cefálica existen setas coniformes mucho menos robustas y largas que en la región dorsal, ornamentadas de forma similar a las dorsales (Figs. 3.37, 3.38-C). Hay también setas filiformes más estrechas y no acabadas en punta de forma muy aguda, de la misma ornamentación que las dorsales, con numerosas líneas longitudinales poco marcadas y muchos denticulos pequeños y puntiagudos (Fig. 3.38-C). Por último, en esta zona crecen setas plumosas, ligeramente más finas que las dorsales, largas y con fuerte ramificación. El margen anterior del clipeo-labro no presenta incisiones ni lóbulos aparentes (Figs. 3.37, 3.38-A, 3.38-C). Está cubierto por setas coniformes mucho más largas que las de la región dorsal, puntiagudas, con el mismo tipo de ornamentación en su superficie; y también por algunas setas plumosas intercaladas (Figs. 3.37, 3.38-A, 3.38-B). Las antenas son anchas, mucho más largas que el tubérculo ocular, con al menos 12 flagelómeros (Fig. 3.37). Los tubérculos oculares son pequeños y no prominentes, sésiles (Fig. 3.37). En ellos existen, en la base del tubérculo, setas coniformes como las de la zona dorsal de la cabeza, muy robustas, y alguna aislada más corta entre los estemas, mostrando todas ellas una superficie ornamentada de numerosas líneas longitudinales poco evidentes y denticulos débilmente marcados.

Las mandíbulas son de coloración marrón pálido (Fig. 3.37). Son robustas, tan largas como la cápsula cefálica (Fig. 3.37). Setas mandibulares interdentes: (más de 5)(2–3)(2–3)(1) (Figs. 3.37, 3.38-A). Estas setas son coniformes, grandes aunque poco robustas, exceptuando las primeras dos o tres que se encuentran entre la base de la mandíbula y el diente basal que sí son robustas (Fig. 3.38-A). La ornamentación de la superficie de estas setas es débil, con líneas longitudinales numerosas pero levemente marcadas y denticulos poco evidentes. La zona dorsal de la superficie mandibular está cubierta de setas coniformes cortas, esparcidas, intercaladas con algunas filiformes muy cortas acabadas en punta, todas de ornamentación muy débil similarmente a las interdentes. La zona ventral presenta una densa cubierta de setas coniformes pequeñas en la parte lateral externa, que alcanzan el diente medio, y muy pocas setas en la zona interna (Figs. 3.37, 3.38-A). El margen externo de la mandíbula presenta una franja de largas setas filiformes acabadas en punta aguda en la zona basal (Figs. 3.37, 3.38-A). También algunas setas filiformes más cortas y en menor densidad alcanzan la altura del diente apical; todas ellas con ornamentación muy suave, robustas y de diversos tamaños. Hay algunas setas coniformes intercaladas (Figs. 3.37, 3.38-

A). En la zona lateral externa de la inserción mandibular aparece un conjunto de setas filiformes agrupadas y largas, no acabadas en punta aguda, algo ensanchadas hacia la mitad de su longitud, y de superficie ornamentada con numerosas líneas longitudinales marcadas y denticulos puntiagudos (Figs. 3.37, 3.38-C). Los palpos labiales son pequeños, claramente más cortos que la anchura de la base mandibular (Figs. 3.37, 3.38-A, 3.38-C). El cuarto palpómero está engrosado, y es ligeramente mayor al tercer palpómero. El palpómero basal está cubierto de setas coniformes robustas, de similar longitud en toda la superficie de este palpómero, excepto en el margen anterior, donde son más largas (Figs. 3.38-A, 3.38-C). Estas setas tienen la superficie igualmente ornamentada a las descritas en la región dorsal. También existen setas plumosas intercaladas, gruesas y bien ramificadas, de similar longitud a las del resto de la cabeza. Los palpómeros segundo y tercero poseen una o dos setas coniformes puntiagudas, cortas, y de ornamentación similar al resto de las setas del palpo (Figs. 3.38-A, 3.38-C).

En el tórax, el pronoto se encuentra cubierto de setas coniformes robustas, cortas aunque de tamaños variables (Figs. 3.37, 3.38-D). Muestran una ornamentación superficial de numerosas líneas finas no muy marcadas, y denticulación más marcada que las setas de la cabeza, con numerosos denticulos puntiagudos no muy grandes y marcados en la zona basal, desapareciendo la ornamentación hacia el ápice de estas setas (Fig. 3.38-D). También crecen numerosas setas plumosas extremadamente largas y gruesas, y con fuertes y largas ramificaciones. En el margen anterior del pronoto existen setas coniformes largas acabadas agudamente en punta, con el mismo tipo de ornamentación que las de la zona dorsal de la superficie cefálica. El resto del tórax presenta la misma quetotaxia, añadiendo hacia los laterales setas filiformes anchas y acabadas ligeramente en punta, con ornamentación muy débil (Figs. 3.37, 3.38-D). De ellas, las más alargadas están en los procesos setíferos, donde aparecen intercaladas también setas plumosas (Figs. 1.11-A, 3.37, 3.38-D). Los espiráculos mesotorácicos son marrones, y sésiles (Figs. 1.11-A, 3.37). Los procesos setíferos torácicos son sésiles (Figs. 1.11-A, 3.37).

Las patas son de coloración pálida, con el par de patas metatorácicas presentando manchas oscuras en la coxa y en el fémur (Fig. 3.37). Las patas poseen setas filiformes largas sin ornamentación apreciable. En las patas metatorácicas existe una franja de largas setas filiformes, no ornamentadas; y algunas setas coniformes robustas intercaladas con ornamentación casi inapreciable.

El abdomen dorsalmente presenta numerosas setas coniformes muy robustas y más largas que en el resto del cuerpo, con una ornamentación superficial de líneas numerosas bien marcadas y denticulación puntiaguda notable en toda la longitud de estas setas (Figs. 3.37, 3.38-E). Existen setas filiformes intercaladas de la misma ornamentación; y numerosas setas plumosas muy largas y anchas y con una fuerte ramificación, similares a las del tórax aunque en mucha mayor densidad (Figs. 3.37, 3.38-E). En los procesos setíferos de los laterales poseen setas filiformes más o menos gruesas, con el mismo tipo de ornamentación que las setas filiformes situadas en los procesos setíferos torácicos (Figs. 3.37, 3.38-E). Ventralmente, poseen setas coniformes intercaladas con setas filiformes acabadas en punta, todas estrechas, con escasa ornamentación en su superficie; y algunas setas plumosas menos largas que en la zona dorsal (Figs. 3.37, 3.38-F). Los espiráculos abdominales son marrones, y no pedunculados (Fig. 3.37). El esternito abdominal VIII posee procesos odontoides (Figs. 3.37, 3.38-F). El margen posterior de este esternito presenta setas coniformes

robustas y poco ornamentadas intercaladas con setas filiformes estrechas, con el mismo tipo de ornamentación que el resto de setas ventrales (Fig. 3.38-F). El esternito abdominal IX muestra una fila anterior de setas excavadoras compuestas de cuatro setas divididas en dos grupos, muy robustas, sin acabar en punta y sin ornamentar (Figs. 3.37, 3.38-F). En el extremo del abdomen tienen dos rastrillos sésiles, cada uno portando cuatro setas excavadoras de similar tamaño, y del mismo tipo que las descritas en el esternito IX (Figs. 3.37, 3.38-F).

La larva de *M. formicarius* es la única especie en centro y norte Europa con patas metatorácicas con manchas. El tercer estadio es también reconocible debido a sus grandes dimensiones, siendo el miembro conocido más grande de esta tribu.

Biología: las larvas de esta especie parecen seleccionar hábitats caracterizados por la presencia de vegetación arbórea y de sustrato suelto y seco. Las larvas construyen sus trampas de caída en forma de cono en condiciones tanto expuestas como protegidas, como bajo penachos de plantas, salientes rocosos o en proximidad de pequeños escarpes.

Comportamiento: se trata de una especie constructora de trampas de caída en forma de cono. Son capaces de moverse únicamente hacia atrás. Si son molestadas, pueden fingir su muerte durante varios minutos.

Myrmeleon gerlindae Hölzel, 1974.

La larva de esta especie ha sido descrita por Badano y Pantaleoni (2014) por primera vez, ya que la descripción de Hölzel (1974) es errónea y se refiere a *Myrmecaelurus trigrammus*. Es la primera vez que se estudia mediante microscopía electrónica.

Material estudiado.

España. Gerona: La Escala, Cala Montgó, 13.VII.2003, 1 larva de tercer estadio, V. J. Monserrat leg. Granada: La Herradura, Cerro Gordo, 2.IX.2000, 2 larvas de tercer estadio, V. J. Monserrat leg., 9.IX.2000, 2 larvas de tercer estadio, V. J. Monserrat leg., 13.IX.2000, 1 larva de tercer estadio, V. J. Monserrat leg., 7.VIII.2010, 2 larvas de tercer estadio, V. J. Monserrat leg., La Herradura, Punta de la Mona, 14.X.2000, 2 larvas de tercer estadio, V. J. Monserrat leg., La Herradura, Playa de Cantarriján, 8.IX.2000, 1 larva de tercer estadio, V. J. Monserrat leg., 9.IX.2000, 1 larva de tercer estadio, V. J. Monserrat leg. Huelva: Arroyo Julianejo, 24.V.2012, 2 larvas de tercer estadio (una larva criada hasta imago). Lérida: Figuerola de Orcau, 30.VII.1991, 1 larva de tercer estadio, V. J. Monserrat leg. Soria: Quintanas de Gormaz, 1 larva de tercer estadio, F. Marín leg. Toledo: Los Navalmorales, 26.V.2011, 2 larvas de tercer estadio (ambas larvas criadas hasta imago), F. Acevedo, V. J. Monserrat y V. Triviño legs. Zaragoza: Zuera, 2.VI.1994, 1 larva de tercer estadio, F. Marín leg.

Descripción (Figs. 3.39, 3.40).

Tamaño: longitud del cuerpo 7.68mm; longitud cápsula cefálica 1.85 mm (1.58–2.00), anchura cápsula cefálica 1.60 mm (1.44–1.73), longitud mandibular 1.77 mm (1.62–1.92), anchura cápsula cefálica / longitud cápsula cefálica 0.86, longitud mandibular / longitud cápsula cefálica 0.96.

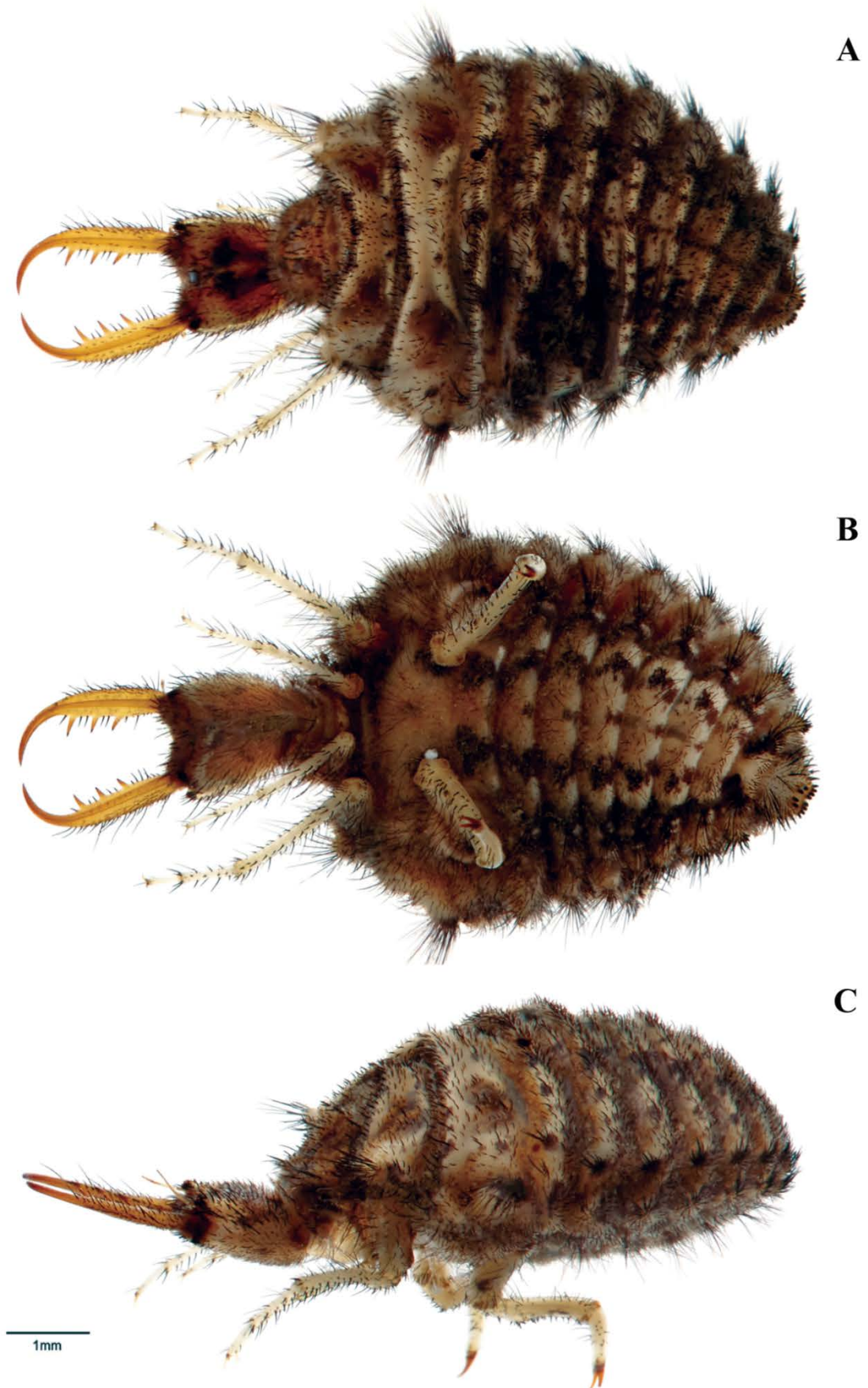


Figura. 3.37. *Myrmeleon formicarius* Linnaeus, 1767, tercer estadio larvario. A: vista dorsal; B: vista ventral; C: vista lateral.

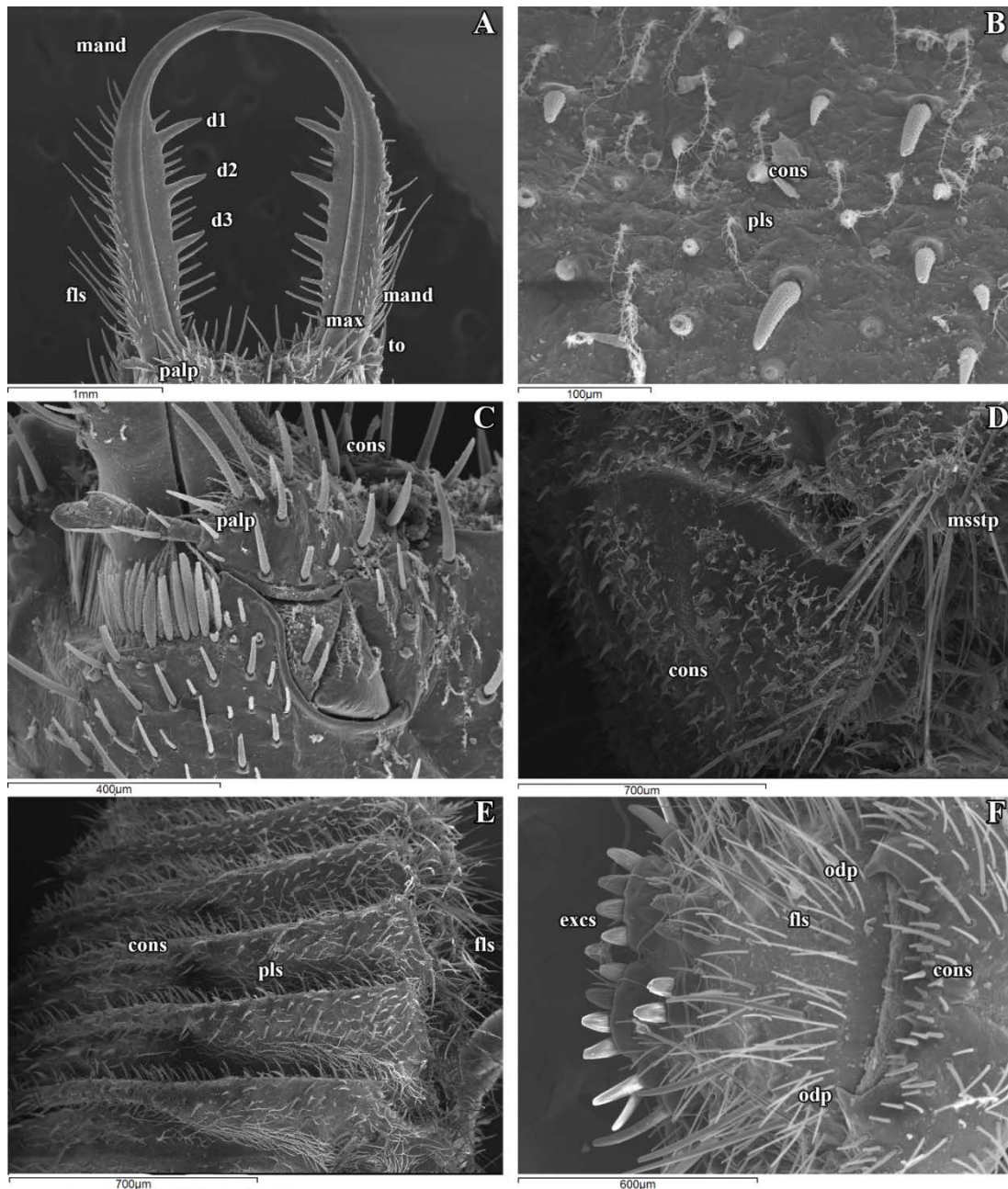


Figura 3.38. Imágenes en SEM del tercer estadio larvario de *Myrmeleon formicarius* Linnaeus, 1767. A: zona anterior de la cabeza, inserción de mandíbulas y maxilas y palpos labiales, vista ventral; B: detalle de las setas de la zona media de la cabeza, vista dorsal; C: detalle de la región anterior de la cabeza, con el palpo labial y la zona de inserción de la mandíbula y la maxila, vista latero-ventral; D: pronoto y región anterior del mesonoto, vista lateral; E: setas de la zona dorsal del abdomen, vista latero-dorsal; F: extremo abdominal, vista ventral. Abreviaturas: cons: setas coniformes; d1, d2, d3: dientes; excs: setas excavadoras; fls: setas filiformes; mand: mandíbula; max: maxila; msstp: procesos setíferos mesotorácicos; odp: procesos odontoides; palp: palpo labial; pls: setas plumosas; to: tubérculo ocular.

Coloración general marrón oscuro con marcas más oscuras, ventralmente más pálido con grandes áreas oscuras; setas del cuerpo negras (Fig. 3.39).

Cápsula cefálica con la parte dorsal mostrando un par de oscuras marcas, zonas laterales con grandes marcas oscuras, zona ventral de la cabeza con un par de manchas oscuras anteriores rodeando la gula y dos puntos oscuros en el medio (Fig. 3.39).

La cabeza es ligeramente más larga que ancha (Fig. 3.39). La zona dorsal está cubierta de setas coniformes de longitud variable, muy robustas, con ornamentación en superficie de líneas longitudinales muy poco marcadas y dentículos pequeños y puntiagudos (Figs. 3.39, 3.40-A, 3.40-B). También aparecen intercaladas numerosas setas plumosas largas, gruesas y con muchas ramificaciones largas. La región ventral está cubierta por setas coniformes menos robustas y largas aunque igualmente ornamentadas que las setas de la región dorsal (Fig. 3.39). También crecen algunas setas filiformes estrechas y no acabadas en punta de forma muy aguda, de la misma ornamentación consistente en numerosas líneas longitudinales poco marcadas con muchos dentículos pequeños y puntiagudos. Además, hay setas plumosas, ligeramente más finas que las dorsales, largas y con fuerte ramificación. El margen anterior del clípeo-labro no presenta incisiones ni lóbulos aparentes (Figs. 3.39, 3.40-A). Está cubierto por setas coniformes más largas aunque con el mismo tipo de ornamentación en su superficie que las de la región dorsal, acabadas en punta de forma aguda; con algunas setas plumosas intercaladas (Figs. 3.39, 3.40-A). Las antenas son anchas, mucho más largas que el tubérculo ocular, con al menos 12 flagelómeros (Figs. 3.39, 3.40-A, 4.3-E). Los tubérculos oculares son pequeños y no prominentes, y son sésiles (Figs. 3.39, 3.40-A, 4.3-E). Están provistos de setas coniformes similares a las de la superficie dorsal de la cabeza en su base, y alguna de estas setas más corta y de forma aislada se encuentra entre los estemas (Figs. 3.40-A, 4.3-E). Se trata de setas muy robustas, con una superficie ornamentada de numerosas líneas longitudinales poco evidentes y dentículos débilmente marcados similares a los de las setas de la región dorsal (Fig. 4.3-E).

Las mandíbulas son de coloración marrón pálido (Fig. 3.39). Son robustas, tan largas como la cápsula cefálica. Setas mandibulares interdentalas: (más de 5)(2–3)(2–3)(1-2) (Figs. 3.39, 3.40-A). Estas setas son coniformes, grandes aunque poco robustas, exceptuando las primeras dos o tres que se encuentran entre la base de la mandíbula y el diente basal (Fig. 3.40-A). La ornamentación de su superficie es débil, presentando líneas longitudinales numerosas levemente marcadas y dentículos apenas perceptibles (Fig. 3.40-A). La zona dorsal de la mandíbula posee algunas setas coniformes pequeñas, que llegan aunque de forma muy aislada a la altura del diente apical; y algunas setas filiformes muy cortas acabadas en punta, todas de ornamentación muy débil similarmente a las interdentalas (Figs. 3.39, 3.40-A, 4.3-E). La zona ventral presenta una densa cubierta de setas coniformes pequeñas que crecen en la zona del lateral externo, alcanzando el diente basal, y pocas setas coniformes dispuestas en la parte interna, iguales a las de la zona dorsal de la mandíbula. El margen externo de la mandíbula presenta una franja de largas setas filiformes acabadas en punta aguda en la zona basal (Figs. 3.39, 3.40-A, 4.3-E). También algunas setas filiformes más cortas y en menor densidad alcanzan la altura del diente apical; todas ellas con ornamentación muy suave, robustas y de diversos tamaños. Hay además algunas setas coniformes pequeñas intercaladas. En la zona lateral externa de la inserción mandibular aparece un conjunto de setas filiformes agrupadas no acabadas en punta de forma aguda, algo ensanchadas hacia la mitad de su longitud, y largas, con

superficie ornamentada con numerosas líneas longitudinales marcadas y dentículos puntiagudos (Figs. 3.40-A, 4.3-E). Los palpos labiales son pequeños, claramente más cortos que la anchura de la base mandibular (Fig. 3.39). El cuarto palpómero es aproximadamente igual al tercero en longitud. Este cuarto palpómero está engrosado (Fig. 3.39). El palpómero basal presenta setas coniformes robustas, de longitud variable, las más largas en el margen anterior, con la superficie ornamentada de forma similar a las descritas en la región dorsal. También crecen en este segmento del palpo setas plumosas intercaladas, gruesas y bien ramificadas, de similar longitud a las del resto de la cabeza. Los palpómeros segundo y tercero poseen una o dos setas coniformes puntiagudas, de tamaño similar a las del palpómero basal, y de ornamentación similar al resto de las setas del palpo.

En el tórax, el pronoto está cubierto de setas coniformes muy robustas, cortas aunque de longitud variable (Figs. 3.39, 3.40-D). Estas setas muestran una ornamentación superficial de numerosas líneas poco marcadas, y denticulación más acusada que las setas de la cabeza, con numerosos dentículos puntiagudos marcados y no muy grandes en la zona basal; esta ornamentación se diluye hacia el ápice de estas setas (Fig. 3.40-D). También aparecen numerosas setas plumosas extremadamente largas y gruesas, con fuertes y largas ramificaciones (Fig. 3.40-D). Además, en el margen anterior del pronoto, se observan setas coniformes largas acabadas agudamente en punta, con el mismo tipo de ornamentación que las de la zona dorsal de la superficie cefálica (Fig. 3.40-D). El resto del tórax dorsalmente presenta la misma quetotaxia, apareciendo hacia los laterales setas filiformes anchas y acabadas ligeramente en punta, con ornamentación muy débil; las más largas en procesos setíferos, donde también presentan setas plumosas intercaladas (Fig. 3.39). Los espiráculos mesotorácicos son marrones, y sésiles (Fig. 3.39). Los procesos setíferos torácicos son sésiles (Fig. 3.39).

Las patas pro- y mesotorácicas son de coloración pálida; las patas metatorácicas con las coxas punteadas, pero el fémur sin manchas (Fig. 3.39). Presentan setas filiformes sin ornamentación apreciable. En las patas metatorácicas tienen una franja de largas setas filiformes no ornamentadas; y algunas setas coniformes robustas intercaladas, de ornamentación casi inapreciable.

El abdomen presenta dorsalmente numerosas setas coniformes extremadamente robustas, más largas y densas que en el resto del cuerpo, ornamentadas con líneas numerosas bien marcadas y dentículos puntiagudos notables en toda la longitud de estas setas (Figs. 3.39, 3.40-E). Entre ellas crecen intercaladas setas filiformes de la misma ornamentación; y numerosas setas plumosas muy largas y anchas y con una fuerte ramificación, similares a las del tórax aunque en mucha mayor densidad (Fig. 3.40-E). En los procesos setíferos abdominales poseen setas filiformes más o menos gruesas, con el mismo tipo de ornamentación que las setas filiformes situadas en los procesos setíferos torácicos (Fig. 3.39). Ventralmente, poseen setas coniformes intercaladas con setas filiformes acabadas en punta, más finas, con escasa ornamentación en su superficie. Los espiráculos abdominales son marrones; no pedunculados (Fig. 3.39). El esternito abdominal VIII tiene procesos odontoides; en el margen posterior de este esternito presentan setas coniformes robustas y poco ornamentadas intercaladas con setas filiformes estrechas, con el mismo tipo de ornamentación que el resto de setas ventrales (Figs. 3.39, 3.40-F). El esternito abdominal IX muestra una fila anterior de setas excavadoras compuesta por cuatro setas divididas en dos grupos, muy robustas, no acabadas en punta y sin ornamentar

(Figs. 3.39, 3.40-F). En el extremo del abdomen poseen dos rastrillos sésiles, cada uno portando cuatro setas excavadoras de tamaño similar, del mismo tipo que las descritas en el esternito IX (Figs. 3.39, 3.40-F).

Biología: especie asociada con bosques áridos y con arbustos. Sus larvas construyen trampas de cono en lugares protegidos como la base de los árboles, bajo arbustos o salientes rocosos.

Principalmente reconocible por la pigmentación de sus patas.

Comportamiento: se trata de una especie constructora de trampas de caída en forma de cono. Son capaces de moverse únicamente hacia atrás. Son capaces de fingir su muerte si son molestadas durante varios minutos.

Myrmeleon inconspicuus Rambur, 1842.

La larva de esta especie fue descrita por primera vez por Redtenbacher (1883, 1884) como *Myrmeleon erberi* Brauer, 1868. La descripción más completa de esta hormiga-león se debe a Principi (1943), que detalla su morfología, ecología y comportamiento. La larva de *M. inconspicuus* ha sido redescrita en numerosas ocasiones principalmente con propósitos de identificación (Graeffe, 1970; Steffan, 1975; Gepp y Hölzel, 1989; Nicoli Aldini, 2007; Gepp, 2010; Krivokhatsky, 2011; Badano y Pantaleoni, 2014). Se ha estudiado mediante microscopía electrónica en Nicoli Aldini (2007).

Material estudiado.

España. Almería: San José, Playa de los Genoveses, 25.VIII.2002, 1 larva de tercer estadio, J. F. Gómez leg.; Tabernas, Rambla Roja, 13.VI.2012, 1 larva de tercer estadio (criada hasta imago). Ávila: Candeleda, 15.IV.1979, 3 larvas de tercer estadio, 2 larvas de 2º estadio, V. J. Monserrat leg. Cáceres: Los Tejares, 8.VI.1980, 2 larvas de tercer estadio; Poblado de Cimara, 16.V.1982, 2 larvas de 1er estadio, V. J. Monserrat leg.; sin localidad, s. f., 1 larva de tercer estadio, Wang, leg. Cantabria: El Regatón, Colindres, 12 larvas de tercer estadio, J. F. Gómez leg. Ciudad Real: El Chorro, P. N. Cabañeros, 20.VI.2014, 12 larvas de tercer estadio (10 larvas criadas hasta imago); Navas de Estena, P. N. Cabañeros, 5 larvas de tercer estadio (2 larvas criadas hasta imago). Granada: Jorairatar, 1.V.1986, 1 larva de tercer estadio, V. J. Monserrat leg., 2.VI.1986, 1 larva de tercer estadio, L. M. Díaz-Aranda y V. J. Monserrat legs.; Playa de Cantarriján, 14.X.2006, 2 larvas de tercer estadio, V. J. Monserrat leg. Guadalajara: Uceda, 22.VI.1985, 6 larvas de tercer estadio, 8 larvas de 2º estadio, J. Mateos leg. Huelva: Arroyo Julianejo, 1 larva de tercer estadio (criada hasta imago); Punta Umbría, 24.V.2012, 7 larvas de tercer estadio (3 larvas criadas hasta imago). Huesca: Mesón de Puértolas, 19.VII.2009, 2 larvas de tercer estadio, V. J. Monserrat leg. Islas Baleares: Menorca, Son Saura, 27.VII.2008, 4 larvas de tercer estadio (2 larvas criadas hasta imago), 1 larva de 2º estadio. Toledo: Calberche, 22.VI.2002, 5 larvas de tercer estadio, J. F. Gómez leg.

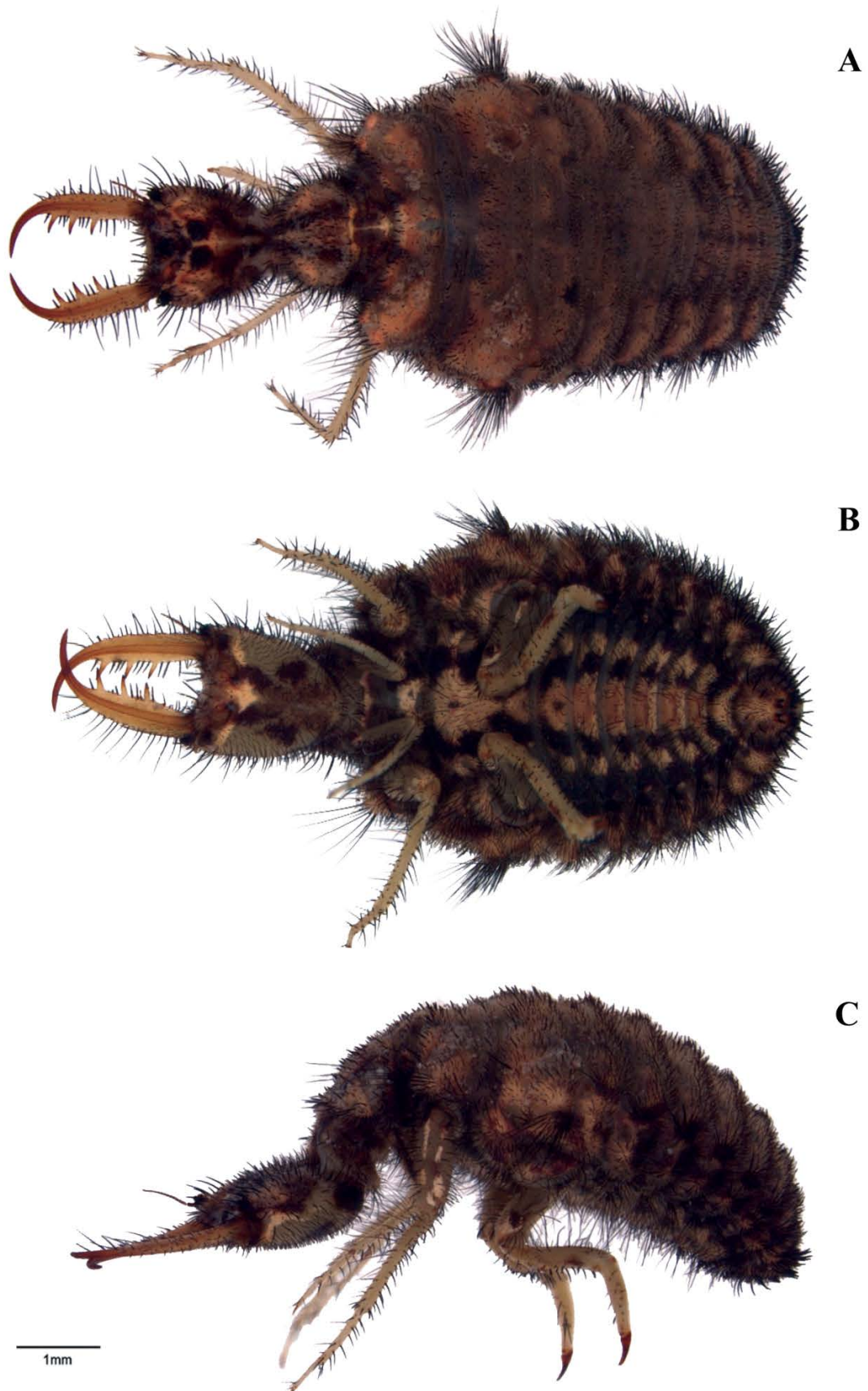


Figura. 3.39. *Myrmeleon gerlindae* Hölzel, 1974, tercer estadio larvario. A: vista dorsal; B: vista ventral; C: vista lateral.

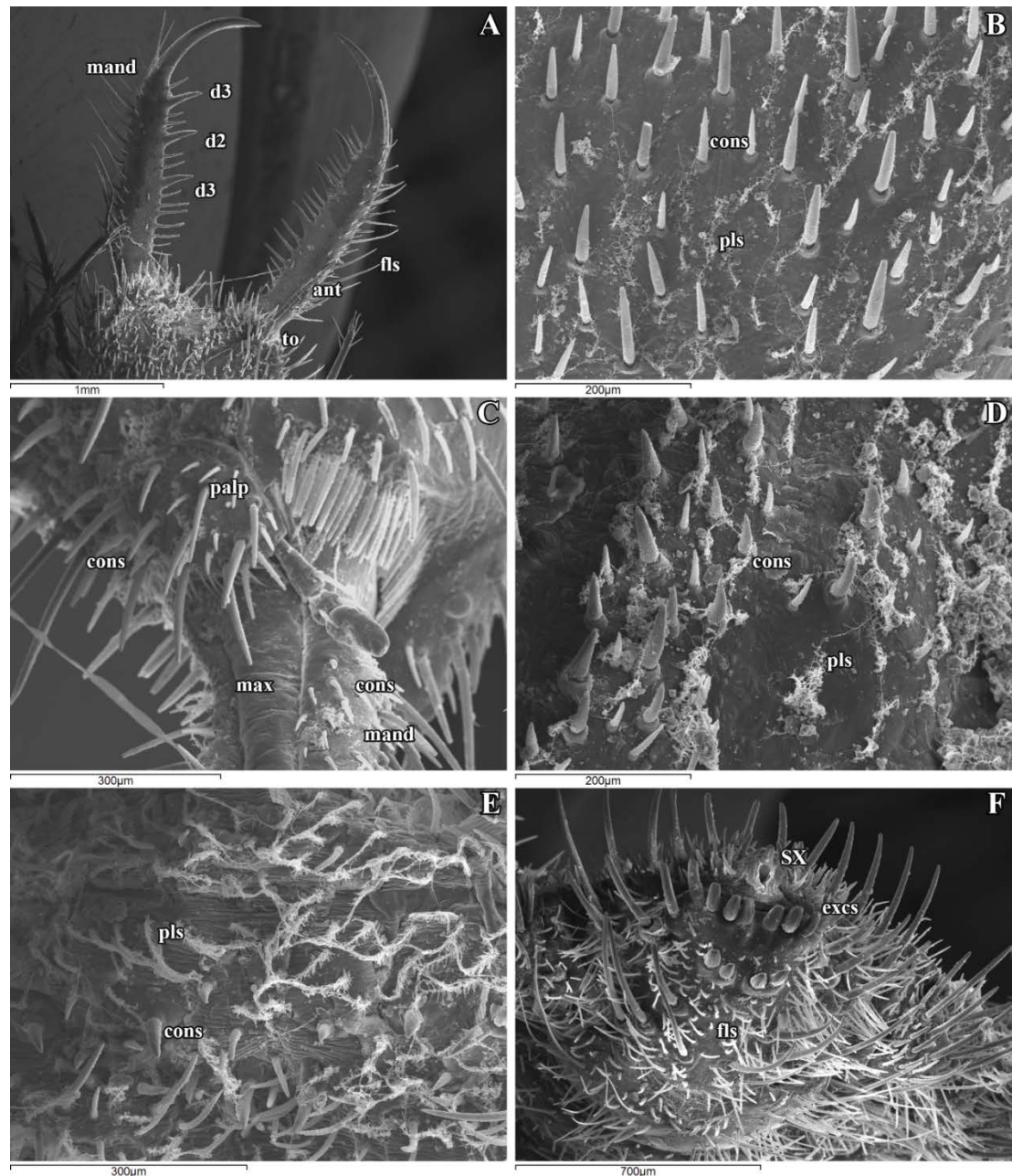


Figura 3.40. Imágenes en SEM del tercer estadio larvario de *Myrmeleon gerlindae* Hölzel, 1974. A: región anterior de la cabeza y mandíbulas, vista dorsal; B: detalle de las setas de la zona media de la cabeza, vista dorsal; C: palpo labial, y zona de inserción de la mandíbula y la maxila, vista fronto-ventral; D: detalle de las setas del pronoto, vista dorsal; E: setas de la zona dorsal del abdomen, vista dorsal; F: extremo abdominal, vista ventral. Abreviaturas: ant: antenas; cons: setas coniformes; d1, d2, d3: dientes; excs: setas excavadoras; fls: setas filiformes; mand: mandíbula; max: maxila; palp: palpo labial; pls: setas plumosas; SX: segmento abdominal X; to: tubérculo ocular.

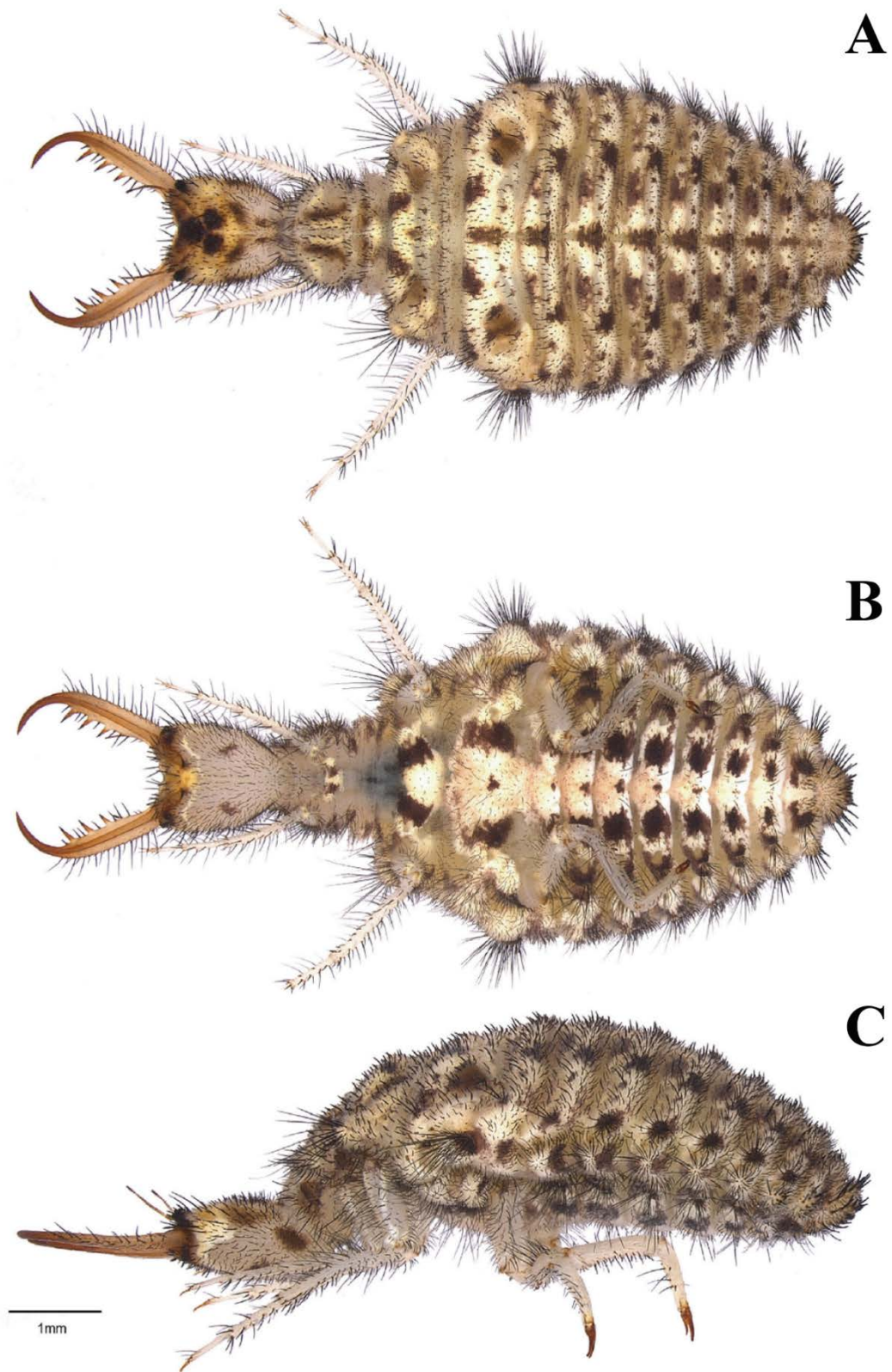


Figura. 3.41. *Myrmeleon inconspicuus* Rambur, 1842, tercer estadio larvario. A: vista dorsal; B: vista ventral; C: vista lateral.

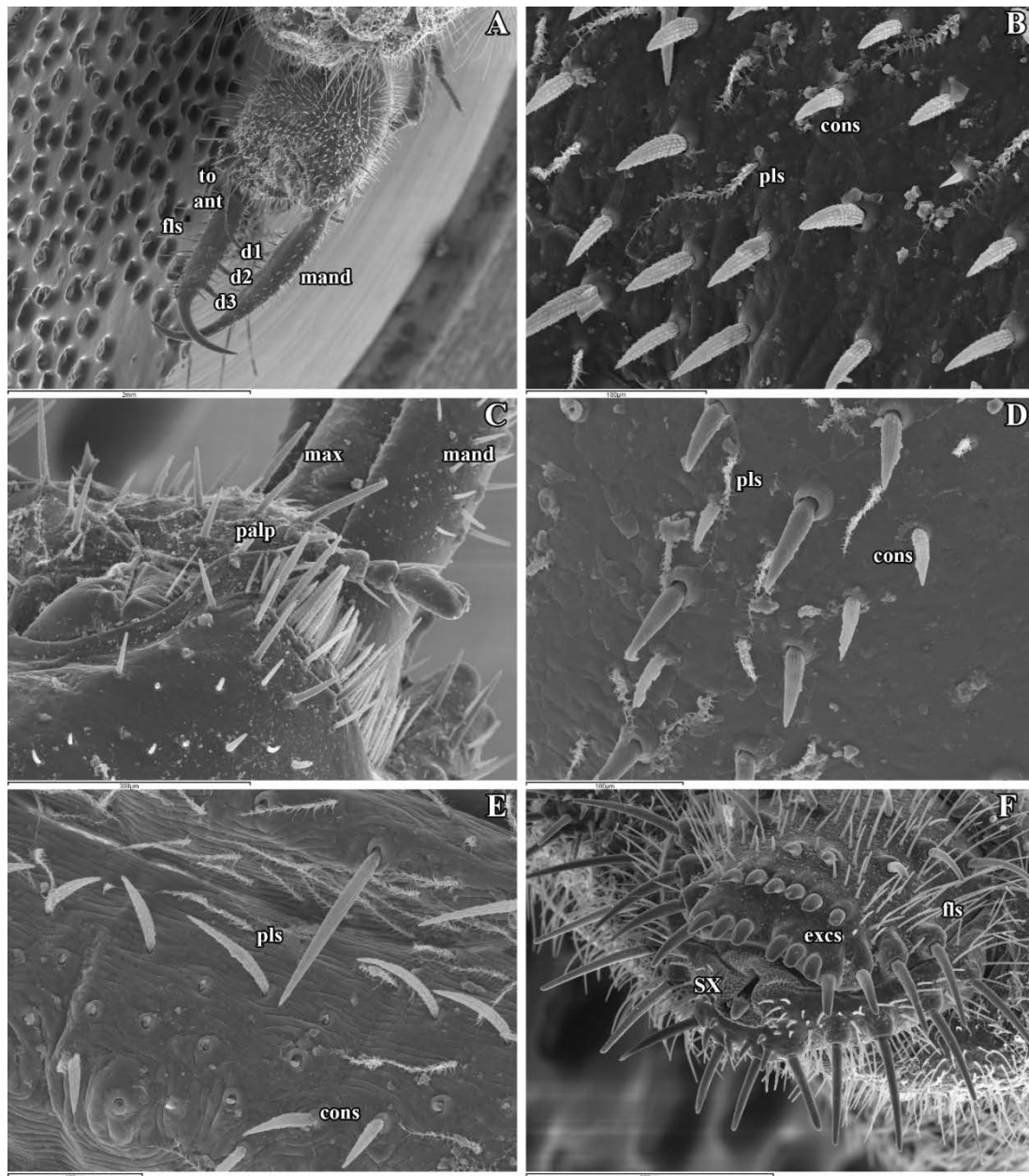


Figura 3.42. Imágenes en SEM del tercer estadio larvario de *Myrmeleon inconspicuus* Rambur, 1842. A: cabeza y mandíbulas, vista latero-dorsal; B: detalle de las setas de la zona media de la cabeza, vista latero-dorsal; C: palpo labial, y zona de inserción de la mandíbula y la maxila, vista ventral; D: detalle de las setas del pronoto, vista dorsal; E: setas de la zona dorsal del abdomen, vista dorsal; F: extremo abdominal, vista ventral.

Abreviaturas: ant: antenas; cons: setas coniformes; d1, d2, d3: dientes; excs: setas excavadoras; fls: setas filiformes; mand: mandíbula; max: maxila; palp: palpo labial; pls: setas plumosas; SX: segmento abdominal X; to: tubérculo ocular.

Descripción (Figs. 3.41, 3.42).

Tamaño: longitud del cuerpo 8.46 mm; longitud cápsula cefálica 1.78 mm (1.60–2.00), anchura cápsula cefálica 1.49 mm (1.38–1.60), longitud mandibular 1.75 mm (1.42–2.15), anchura cápsula cefálica / longitud cápsula cefálica 0.84, longitud mandibular / longitud cápsula cefálica 0.98.

Coloración general ocre grisáceo, con un patrón marrón oscuro, ventralmente más pálido con manchas marrones oscuro; setas del cuerpo negras (Fig. 3.41).

Cápsula cefálica con la zona dorsal mostrando grandes manchas oscuras en el clípeo-labro, zonas laterales con marcas oscuras, zona ventral de la cabeza pálida con un par de puntos oscuros (Fig. 3.41).

La cabeza es ligeramente más larga que ancha (Figs. 3.41, 3.42-A). Dorsalmente está cubierta de numerosas setas coniformes de longitud variable, aunque generalmente cortas, y muy robustas, con ornamentación en su superficie de numerosas líneas longitudinales poco marcadas y pequeños dentículos puntiagudos (Figs. 3.41, 3.42-A, 3.42-B). También hay numerosas setas plumosas largas, gruesas y con numerosas y largas ramificaciones (Figs. 3.42-A, 3.42-B). En la región ventral de la cápsula cefálica, aparecen setas coniformes menos robustas que en la región dorsal, ornamentadas de forma similar a las descritas para las setas situadas en el dorso de la cabeza (Fig. 3.41, 3.42-C). Ventralmente crecen también setas filiformes estrechas y no acabadas en punta de forma aguda, con la misma ornamentación consistente en numerosas líneas longitudinales poco marcadas y muchos dentículos pequeños y puntiagudos (Figs. 3.41, 3.42-C). También poseen setas plumosas algo más finas que las dorsales, largas y con fuerte ramificación. El margen anterior del clípeo-labro no muestra incisiones ni lóbulos aparentes (Figs. 3.41, 3.42-A). En esta región poseen setas coniformes muy puntiagudas, con la misma ornamentación en su superficie que las setas de la región dorsal pero mucho más largas; y entre ellas aparecen intercaladas pocas setas plumosas. Las antenas son anchas, mucho más largas que el tubérculo ocular, con al menos 12 flagelómeros (Figs. 3.41, 3.42-A). Los tubérculos oculares son pequeños y no prominentes, sésiles (Figs. 3.41, 3.42-A). En la base del tubérculo aparecen setas coniformes como las de la zona dorsal de la cabeza, y alguna aislada más corta entre los estemas; todas ellas muy robustas, con la superficie ornamentada por numerosas líneas longitudinales poco evidentes y dentículos débilmente marcados similares a los de las setas de la región dorsal.

Las mandíbulas son de coloración marrón pálido (Fig. 3.41). Son aproximadamente de la misma longitud que la cabeza. Setas mandibulares interdentes: (5 o más)(2–3)(2–3)(1) (Figs. 3.41, 3.42-A). Dichas setas son coniformes, largas, y poco robustas exceptuando las primeras dos o tres que se encuentran entre la base de la mandíbula y el diente basal. La ornamentación que presentan en su superficie es poco marcada, con líneas longitudinales numerosas pero y dentículos poco evidentes. La parte dorsal de la mandíbula está cubierta por pocas setas coniformes cortas, dispuestas hacia los márgenes, y que alcanzan una altura superior a la del diente apical (Figs. 3.41, 3.42-A). Entre ellas se intercalan algunas setas filiformes acabadas en punta, mostrando una ornamentación muy débil de forma similar a las interdentes. En la zona ventral de la mandíbula crecen pocas setas coniformes aisladas en la base. El margen externo de la mandíbula presenta una franja de largas setas filiformes acabadas en punta aguda en la zona basal (Figs. 3.41, 3.42-

A). También otras setas filiformes aparecen en menor densidad y llegan más allá de la altura del diente apical; éstas poseen una ornamentación en superficie muy suave. Crecen también algunas setas coniformes intercaladas. En la zona lateral externa de la inserción mandibular aparece un conjunto de setas filiformes agrupadas, largas, no acabadas en punta de manera aguda, algo ensanchadas hacia la mitad de su longitud, y con su superficie ornamentada por numerosas líneas longitudinales marcadas y denticulos puntiagudos (Figs. 3.41, 3.42-A). Los palpos labiales son pequeños, claramente más cortos que la anchura de la base mandibular (Figs. 3.41, 3.42-C). El palpómero cuarto está engrosado; y es ligeramente mayor al segundo palpómero (Figs. 3.41, 3.42-C). El palpómero basal posee setas coniformes robustas, no demasiado largas en toda la superficie, excepto en el margen anterior donde estas setas son más largas; todas muestran la superficie igualmente ornamentada a las descritas en la región dorsal (Fig. 3.42-C). Intercaladas aparecen setas plumosas, gruesas y bien ramificadas, de similar longitud a las del resto de la cabeza. Los palpómeros segundo y tercero tienen una o dos setas coniformes, de tamaño similar a las del palpómero basal, y de ornamentación similar al resto de las setas del palpo (Fig. 3.42-C).

En el tórax, el pronoto está cubierto de setas coniformes robustas, cortas, aunque de longitud variable (Figs. 3.41, 3.42-D). La ornamentación superficial de estas setas es de líneas numerosas finas no muy marcadas y denticulación más marcada que la de las setas de la cabeza, con numerosos denticulos puntiagudos no muy grandes en la base de estas setas, desapareciendo la ornamentación hacia el ápice de las mismas (Fig. 3.42-D). También hay numerosas setas plumosas extremadamente largas y gruesas, y con una fuertes y largas ramificaciones (Fig. 3.42-D). Asimismo, en el margen anterior del pronoto existen setas coniformes largas acabadas agudamente en punta, con el mismo tipo de ornamentación que las de la zona dorsal de la superficie cefálica. En el resto de la zona dorsal del tórax muestran la misma quetotaxia, apareciendo además hacia los laterales setas filiformes anchas y acabadas ligeramente en punta, con ornamentación muy débil, más largas en los procesos setíferos donde aparecen intercaladas también setas plumosas. Los espiráculos mesotorácicos son marrones, y sésiles (Fig. 3.41). Los procesos setíferos torácicos son sésiles (Fig. 3.41).

Patas de coloración pálida (Fig. 3.41). Poseen setas filiformes largas sin ornamentación apreciable. Las patas metatorácicas tienen una franja de setas filiformes largas y no ornamentadas; y algunas setas coniformes robustas intercaladas con ornamentación casi inexistente.

El abdomen presenta dorsalmente muchas setas coniformes robustas y más largas que en el resto del cuerpo, con una ornamentación superficial de líneas numerosas bien marcadas y denticulación muy puntiaguda apreciable en toda la longitud de las setas (Figs. 3.41, 3.42-E, 4.7-F). Entre ellas aparecen setas filiformes de la misma ornamentación que las del tórax; y numerosas setas plumosas muy largas y anchas y con una fuerte ramificación (Figs. 3.42-E, 4.7-F). Todas las setas que aparecen dorsalmente en el abdomen lo hacen en mucha mayor densidad que en la superficie dorsal del tórax (Fig. 3.41). En los procesos setíferos de los laterales existen setas filiformes gruesas, con ornamentación en superficie similar a las setas filiformes situadas en los procesos setíferos torácicos. En la región ventral, poseen setas coniformes intercaladas con setas filiformes acabadas en punta, mucho más finas que las que crecen en la zona dorsal, con escasa ornamentación en su superficie (Figs. 3.41, 3.42-F). Hay además setas plumosas, menos gruesas que en la parte dorsal. Los espiráculos abdominales son marrones; y no pedunculados. El esternito abdominal

VIII tiene procesos odontoides (Fig. 3.41). El margen posterior de este esternito presenta setas coniformes robustas y poco ornamentadas, intercaladas con setas filiformes estrechas, con el mismo tipo de ornamentación que el resto de setas ventrales del abdomen (Figs. 3.41, 3.42-F). El esternito abdominal IX presenta setas excavadoras anchas y no acabadas en punta, sin ornamentación evidente, dispuestas irregularmente, seguidas por una fila compuesta por al menos cinco setas excavadoras de igual tamaño y similar morfología (Figs. 3.41, 3.42-F, 4.7-F). En el extremo abdominal poseen dos rastrillos que portan cada uno cuatro setas excavadoras similares, en las que la seta más externa es la más larga (Figs. 3.41, 3.42-F, 4.7-F, 4.8-B).

Esta especie es reconocible principalmente debido a su pigmentación y disposición de las setas excavadoras en el esternito abdominal IX. De acuerdo a Krivokhatsky (2011), la larva similar de *M. immanis* Walker, 1853 es distinguible por la forma de las manchas del clípeo-labro.

Biología: *M. inconspicuus* es, junto con *M. hyalinus*, la hormiga-león fabricante de conos más común en las dunas arenosas costeras del sur de la Península Ibérica, colonizando tanto dunas abiertas como dunas posteriores de compleja vegetación. Las larvas de este taxón construyen sus trampas en forma de cono muchas veces en condiciones expuestas, frecuentemente próximas a vegetación como plantas herbáceas en zona de dunas, en los árboles que crecen en las dunas posteriores, o en la vegetación asociada a riberas de ríos.

Comportamiento: se trata de una especie constructora de trampas de caída en forma de cono. Son capaces de moverse únicamente hacia atrás. Son capaces de fingir su muerte si son molestadas durante varios minutos.

Tamaño de los capullos: los capullos que realiza esta especie tienen un diámetro con una media de 8,35 mm.

***Myrmeleon hyalinus* Olivier, 1811.**

La larva de esta hormiga-león fue descrita por vez primera por Auber (1956b), y posteriormente por Willmann (1977) y Badano y Pantaleoni (2014).

Material estudiado.

España. Alicante: El Pinet, 18.VII.2013, 4 larvas de tercer estadio, 21.VII.2014, 1 larva de tercer estadio, 17.VII.2015, 5 larvas de tercer estadio; Playa de Altet, 24.VIII.1995, 3 larvas de tercer estadio, 4 larvas de 2º estadio, V. J. Monserrat leg.; Santa Pola, 9.IX.2006, 2 larvas de tercer estadio, P. López Ruiz y J. I. Pérez Colón legs. Almería: Amoladeras (centro de interpretación), 14.VI.2012, 1 larva de tercer estadio (criada hasta imago), 14.VII.2012, 2 larvas de tercer estadio, 6.VII.2013 (1 larva criada hasta imago), 1 larva de tercer estadio (criada hasta imago), 14.VI.2013, 1 larva de tercer estadio (criada hasta imago), 11.VII.2014, 4 larvas de tercer estadio (2 larvas criadas hasta imago), 14.IX.2013, 12 larvas de tercer estadio; Cabo de Gata, 18.VI.2012, 3 larvas de tercer estadio (1 larva criada hasta imago), 14.VII.2012, 1 larva de 1er estadio; Carboneras (Rambla), 18.VIII.2001, 1 larva de 1er estadio, V. J. Monserrat leg.; Casillas de Atochares, 7.V.2011, 2 larvas de tercer estadio (ambas criadas hasta imago), 1 larva de 1er estadio; El Algarrobico, 20.VII.2011, 12 larvas de tercer estadio (4 larvas criadas hasta imago), 7.VII.2012, 3 larvas de tercer estadio,

14.VII.2012, 3 larvas de tercer estadio (1 larva criada hasta imago); El Alquíán, 20.VI.1990, 2 larvas de 2º estadio, V. J. Monserrat leg.; El Charcón, Rambla Morales, 20.VII.2011, 5 larvas de tercer estadio (1 larva criada hasta imago); El Toyo, (rambla), 11.VII.2014, 2 larvas de tercer estadio; Fernán Pérez, 25.VII.1983, 2 larvas de tercer estadio, V. J. Monserrat leg.; Níjar, 29.VI.2011, 1 larva de tercer estadio (criada hasta imago); Playa de Garrucha, 30.XII.1982, 2 larvas de tercer estadio, V. J. Monserrat leg., 3.I.1989, 1 larva de tercer estadio, V. J. Monserrat leg.; Playa de Mojácar, 29.XII.1979, 8 larvas de tercer estadio, V. J. Monserrat leg.; 1.I.1980, 1 larva de tercer estadio, V. J. Monserrat leg.; 30.XII.1981, 2 larvas de tercer estadio, V. J. Monserrat leg., 6.IV.1982, 1 larva de tercer estadio, V. J. Monserrat leg.; Rambla del Agua, 19.VII.2011, 1 larva de tercer estadio (criada hasta imago), 2.VIII.2011, 1 larva de tercer estadio (1 larva criada hasta imago), M. A. Dionisio leg.; Rambla Morales, 14.IX.2013, 9 larvas de tercer estadio; Rambla Torregarcía, 14.VI.2012, 7 larvas de tercer estadio (3 larvas criadas hasta imago), 15.VI.2013, 1 larva de tercer estadio; Rambla de Valdelecho, 17.VII.1988, 1 larva de tercer estadio, V. J. Monserrat leg.; Retamar (rambla), 19.VII.2011, 6 larvas de tercer estadio (1 larva criada hasta imago), 19.VIII.2011, 1 larva de tercer estadio (criada hasta imago), 29.VIII.2011, 2 larvas de tercer estadio (1 larva criada hasta imago), M. A. Dionisio leg., 19.IX.2011, 1 larva de tercer estadio, 18.VI.2012, 1 larva de tercer estadio; Rodalquilar, El Playazo, 11.VII.2014, 5 larvas de tercer estadio (una criada hasta imago), San José, 27.III.1986, 5 larvas de tercer estadio, V. J. Monserrat leg., 25.VIII.2002, 2 larvas de tercer estadio, J. F. Gómez leg., 25.V.2003, 1 larva de tercer estadio, V. J. Monserrat leg.; San José, Playa de los Genoveses, 25.VIII.2002, 2 larvas de tercer estadio, J. F. Gómez leg., 14.VI.2012, 8 larvas de tercer estadio (4 larvas criadas hasta imago), 16.VI.2013, 3 larvas de tercer estadio, 6.VII.2013, 2 larvas de tercer estadio, 2 larvas de 2º estadio, San José, Playa de Mónsul, 25.VIII.2002, 2 larvas de tercer estadio, J. F. Gómez leg., 7.V.2011, 2 larvas de tercer estadio, 1 larva de 2º estadio, 2 larvas de 1er estadio, 14.VI.2011, 1 larva de tercer estadio, 20.VII.2011, 4 larvas de tercer estadio (2 larvas criadas hasta imago), 1 larva de 2º estadio, 13.IX.2011, 2 larvas de tercer estadio, 14.VI.2012, 2 larvas de tercer estadio (ambas criadas hasta imago); Tabernas, 11.VII.1985, 1 larva de tercer estadio, V. J. Monserrat leg., 18.VII.2011, 3 larvas de tercer estadio (2 larvas criadas hasta imago); Tabernas, Barrio Espeliz, 13.VII.2012, 1 larva de tercer estadio. Cádiz: Barbate, 30.VIII.1976, 1 larva de tercer estadio, V. J. Monserrat leg.; Bolonia, 5.IV.2015, 8 larvas de tercer estadio; Breña, Barbate, 13.XI.2006, 1 larva de tercer estadio, V. J. Monserrat leg.; Caños de Meca, 3.V.2002, 3 larvas de tercer estadio, J. F. Gómez leg., 22.V.2004, 3 larvas de tercer estadio, V. J. Monserrat leg., 13.XI.2006, 2 larvas de tercer estadio, V. J. Monserrat leg., 24.V.2012, 1 larva de tercer estadio (criada hasta imago); Pinar de la Duquesa, Bonanza, 22.VIII.1976, 1 larva de tercer estadio, 2 larvas de 2º estadio, V. J. Monserrat leg.; Puerto Santa María, 20.VIII.1986, 6 larvas de tercer estadio, 2 larvas de 2º estadio, V. J. Monserrat leg.; Torregorda, 6.X.1976, 6 larvas de tercer estadio, 6 larvas de 1er estadio, V. J. Monserrat leg. Granada: Lobras, 1 larva de tercer estadio, V. J. Monserrat leg.; Rambla del Guadalfeo, Motril, 24.IX.2000, 3 larvas de tercer estadio, V. J. Monserrat leg. Huelva, Matalascañas, 24.V.2012, 3 larvas de tercer estadio (1 larva criada hasta imago); Punta Umbría, 24.V.2012, 2 larvas de tercer estadio (ambas criadas hasta imago). Islas Baleares: Formentera, Illetes, 5.VII.2002, 3 larvas de tercer estadio, V. J. Monserrat leg.; Formentera, Playa de Levante, 22.VII.2005, 1 larva de tercer estadio, V. J. Monserrat leg.; Ibiza, Las Salinas, 28.VII.2001, 1 larva de tercer estadio, V. J. Monserrat leg., 9.VIII.2003, 1 larva de tercer estadio, V. J. Monserrat leg.; 17.VII.2010, 7 larvas de tercer estadio, V. J. Monserrat leg. Murcia: Calblanque, 18.VIII.2011, 10 larvas de tercer estadio (5 larvas criadas hasta imago); Playa de las

Moreras, 19.VII.2011, 7 larvas de tercer estadio (2 larvas criadas hasta imago); Puntas de Calnegre, 20.VIII.2011, 7 larvas de tercer estadio (2 larvas criadas hasta imago); San Pedro del Pinatar, 11.VII.1982, 2 larvas de tercer estadio, V. J. Monserrat leg. Tarragona, Riumar, Garxall, 10.VIII.2002, 16 larvas de tercer estadio, J. F. Gómez leg.

Descripción (Figs. 3.43, 3.44, 3.45).

Tamaño: longitud del cuerpo 9.14 mm; longitud cápsula cefálica 1.77 mm (1.44–2.00), anchura cápsula cefálica 1.32 mm (1.11–1.50), longitud mandibular 1.75 mm (1.40–2.20), anchura cápsula cefálica / longitud cápsula cefálica 0.75, longitud mandibular / longitud cápsula cefálica 0.98.

Coloración general ocre pálido con marcas oscuras; zona ventral blanquecina con manchas oscuras, aunque presenta gran variabilidad en el tono de su coloración (Figs. 3.43, 3.44); setas del cuerpo negras (Figs. 3.43, 3.44).

Cápsula cefálica pálida con manchas oscuras anteriores, zona ventral completamente pálida excepto un par de manchas alargadas en el medio muy características, zonas laterales de la cabeza pálidas (Figs. 3.43, 3.44).

La cabeza es notablemente más larga que ancha, tiene forma rectangular (Figs. 3.43, 3.44, 3.45-A). Dorsalmente está cubierta de setas coniformes de longitud variable, muy robustas, con ornamentación en superficie compuesta por numerosas líneas longitudinales poco marcadas y pequeños dentículos puntiagudos (Figs. 3.43, 3.44, 3.45-A, 3.45-B, 4.3-B). Intercaladas aparecen muchas setas plumosas largas, gruesas y con ramificaciones numerosas y largas (Figs. 3.45-A, 3.45-B, 4.3-B). En la zona ventral de la cápsula cefálica, existen setas coniformes mucho menos robustas y largas que en la región dorsal, aunque ornamentadas de forma similar a las setas dorsales (Figs. 3.43, 3.44, 3.45). Hay también setas filiformes más estrechas y acabadas en punta de la misma ornamentación que las setas dorsales, con numerosas líneas longitudinales poco marcadas y muchos dentículos pequeños y puntiagudos. Por último, ventralmente también crecen setas plumosas, ligeramente más finas que las dorsales, largas y con fuerte ramificación. El margen anterior del clípeo-labro no muestra incisiones ni lóbulos aparentes (Figs. 3.43, 3.44, 3.45-A). Aquí presentan setas coniformes más largas que las de la región dorsal, puntiagudas, con el mismo tipo de ornamentación en su superficie que el resto; aparecen además algunas setas plumosas intercaladas (Figs. 3.45-A, 4.3-B). Las antenas son anchas, mucho más largas que el tubérculo ocular, con al menos 11 flagelómeros (Figs. 3.43, 3.44, 3.45-A, 4.3-B). Los tubérculos oculares son pequeños y no prominentes, sésiles (Figs. 3.43, 3.44, 3.45-A, 4.3-B). En ellos crecen en la base setas coniformes muy robustas, similares a las dorsales de la cabeza, y alguna aislada más corta entre los estemas (Figs. 3.45-A, 4.3-B). Todas ellas presentan una superficie ornamentada de numerosas líneas longitudinales poco evidentes y dentículos poco marcados, similares a los de las setas de la región dorsal (Fig. 4.3-B).

Las mandíbulas son de coloración pálida (Figs. 3.43, 3.44). Son prácticamente tan largas como la cápsula cefálica. Setas mandibulares interdentes: (7 o más)(2–3)(2–3)(1–2) (Figs. 3.43, 3.44, 3.45-A). Todas estas setas son coniformes, poco robustas, y largas exceptuando las primeras dos o tres que se encuentran entre la base de la mandíbula y el diente basal. La ornamentación de la superficie de estas setas es débil, con líneas longitudinales numerosas pero levemente marcadas y dentículos poco evidentes. La zona dorsal de la mandíbula porta muy pocas setas coniformes pequeñas,

esparcidas, de ornamentación muy débil y similar a las interdentes, que aisladamente pueden alcanzar la altura del diente apical (Fig. 3.45-A). La zona ventral de la mandíbula está cubierta por setas coniformes pequeñas, robustas y esparcidas en la parte externa que alcanzan la altura del diente apical; y por pocas setas coniformes dispuestas internamente, que a veces llegan a la altura del diente medio. El margen externo de la mandíbula presenta una franja de numerosas setas filiformes largas, acabadas en punta aguda; y otras setas filiformes más cortas, mucho menos densas, que llegan más allá del diente apical (Figs. 3.43, 3.44, 3.45-A, 4.3-B). Todas ellas muestran una ornamentación muy suave. Además aparecen algunas coniformes intercaladas. En la zona lateral externa de la inserción mandibular aparece un conjunto de setas filiformes largas y agrupadas, no acabadas en punta aguda, algo ensanchadas hacia la mitad de su longitud, con superficie ornamentada con numerosas líneas longitudinales marcadas y denticulos puntiagudos (Fig. 4.3-B). Los palpos labiales son pequeños, claramente más cortos que la anchura de la base mandibular (Figs. 3.43, 3.44). El cuarto palpómero está ligeramente engrosado, y es mayor al tercer palpómero. El palpómero basal porta setas coniformes robustas, de similar longitud en todo este palpómero excepto en el margen anterior, donde son más largas, y presentan una superficie igualmente ornamentada a las descritas en la región dorsal de la cabeza. En este mismo palpómero aparecen además setas plumosas intercaladas, gruesas y bien ramificadas, de similar longitud a las del resto de la cabeza. Los palpómeros segundo y tercero poseen una o dos setas coniformes puntiagudas, de tamaño similar a las del palpómero basal, y de ornamentación similar al resto de las setas del palpo labial.

En el tórax, el pronoto está cubierto de setas coniformes robustas, cortas aunque de tamaño variable (Figs. 3.43, 3.44, 3.45-D). La ornamentación superficial de estas setas muestra numerosas líneas finas no muy marcadas, y denticulación más evidente que la de las setas de la cabeza, con numerosos denticulos puntiagudos no muy grandes pero marcados en la base; desapareciendo la ornamentación hacia el ápice de estas setas (Fig. 3.45-D). Intercaladas crecen numerosas setas plumosas, extremadamente largas y gruesas, mostrando una ramificación fuerte y de ramificaciones largas (Figs. 3.45-C, 3.45-D). En el margen anterior del pronoto existen setas coniformes largas acabadas agudamente en punta, con el mismo tipo de ornamentación que las de la zona dorsal de la superficie cefálica. En el resto del tórax muestra la misma quietotaxia, aunque hacia los laterales crecen, además, setas filiformes anchas, de ornamentación débil, siendo las más largas las de los procesos setíferos, donde aparecen intercaladas también setas plumosas (Figs. 3.43, 3.44, 3.45-C). Los espiráculos mesotorácicos son marrones, y sésiles (Figs. 3.43, 3.44). Los procesos setíferos son sésiles (Figs. 3.43, 3.44, 3.45-D).

Las patas son de coloración pálida (Figs. 3.43, 3.44). Poseen setas filiformes largas y sin ornamentación apreciable. Las patas metatorácicas tienen una franja de largas setas filiformes no ornamentadas, intercaladas con algunas setas coniformes robustas, de ornamentación casi inapreciable.

El abdomen dorsalmente está provisto de una gran densidad de setas coniformes muy robustas y más largas que en el resto del cuerpo, con una ornamentación en superficie de líneas numerosas bien marcadas y denticulación puntiaguda notable en toda la longitud de estas setas (Figs. 3.43, 3.44, 3.45-E). Aparecen entre ellas setas filiformes de la misma ornamentación; y numerosas setas plumosas intercaladas, muy largas y anchas, y con una fuerte ramificación. Todas ellas son similares a las que poseen en el tórax, aunque se encuentran aquí en mayor densidad. En los procesos

setíferos de los laterales poseen setas filiformes más o menos gruesas, largas, con el mismo tipo de ornamentación que las setas filiformes situadas en los procesos setíferos torácicos. Ventralmente, poseen setas coniformes finas intercaladas con setas filiformes acabadas en punta, estrechas también, con escasa ornamentación en su superficie. Los espiráculos abdominales son marrones, y no pedunculados. El esternito abdominal VIII posee procesos odontoides (Figs. 3.43, 3.44). En el margen posterior de este esternito presentan setas coniformes robustas y poco ornamentadas, intercaladas con setas filiformes estrechas, con el mismo tipo de ornamentación que el resto de setas de la zona ventral del abdomen. El esternito abdominal IX está equipado con una fila anterior de cuatro setas excavadoras muy robustas y acabadas en punta roma, sin ornamentar (Figs. 3.43, 3.44, 3.45-F). En el extremo abdominal tienen dos rastrillos sésiles, y cada uno porta cuatro setas excavadoras iguales a las que crecen en el esternito IX, en las que el par externo es el más largo (Figs. 3.43, 3.44, 3.45-F).

Además de su coloración corporal (pese a que varía en tonalidad), *M. hyalinus* es inconfundible entre los miembros de la tribu Myrmeleontini europeos debido a la forma rectangular de la cabeza.

Biología: *M. hyalinus* es una especie característica de biotopos arenosos cálidos como las dunas costeras y los desiertos. En la Península Ibérica e Islas Baleares, las larvas de esta especie construyen las trampas en forma de cono en condiciones tanto expuestas como protegidas, frecuentemente en la base de penachos de plantas sammófilas o arbustos, evitando ambientes retrodunares con vegetación cerrada. Excepcionalmente, puede ser encontrada en diferentes microhábitats, como escarpes y salientes arenosos, siempre en lugares cálidos y xéricos.

Comportamiento: se trata de una especie constructora de trampas de caída en forma de cono. Son capaces de moverse únicamente hacia atrás. Son capaces de fingir su muerte durante varios minutos si son molestadas.

Tamaño de los capullos: los capullos que realiza esta especie tienen un diámetro con una media de 7,9 mm.

***Myrmeleon almohadarum* Badano, Acevedo, Pantaleoni y Monserrat, 2016.**

La larva de esta hormiga-león se ha descrito durante el desarrollo de la presente Tesis Doctoral (Badano *et al.*, 2016b). Es la primera vez que se aporta un estudio de microscopía electrónica de esta especie.

Se añade material estudiado no ibérico excepcionalmente, al ser una especie descrita durante el desarrollo de esta Tesis Doctoral en base a material ibero-baleárico y tunecino.

Material estudiado.

España: Cádiz: Bolonia, 24.V.2012, 3 larvas de tercer estadio; 5.IV.2015, 2 larvas de tercer estadio; Bonanza, 21.VI.2012, 2 larvas de tercer estadio. Huelva: Punta Umbría, 24.V.2012, 3 larvas de tercer estadio. Málaga: Las Cañillas, 25.V.2012, 6 larvas de tercer estadio (una criada hasta imago), 2 larvas de 2º estadio; Monda, Llanos de Purla, 2 larvas de tercer estadio, V. J. Monserrat leg.

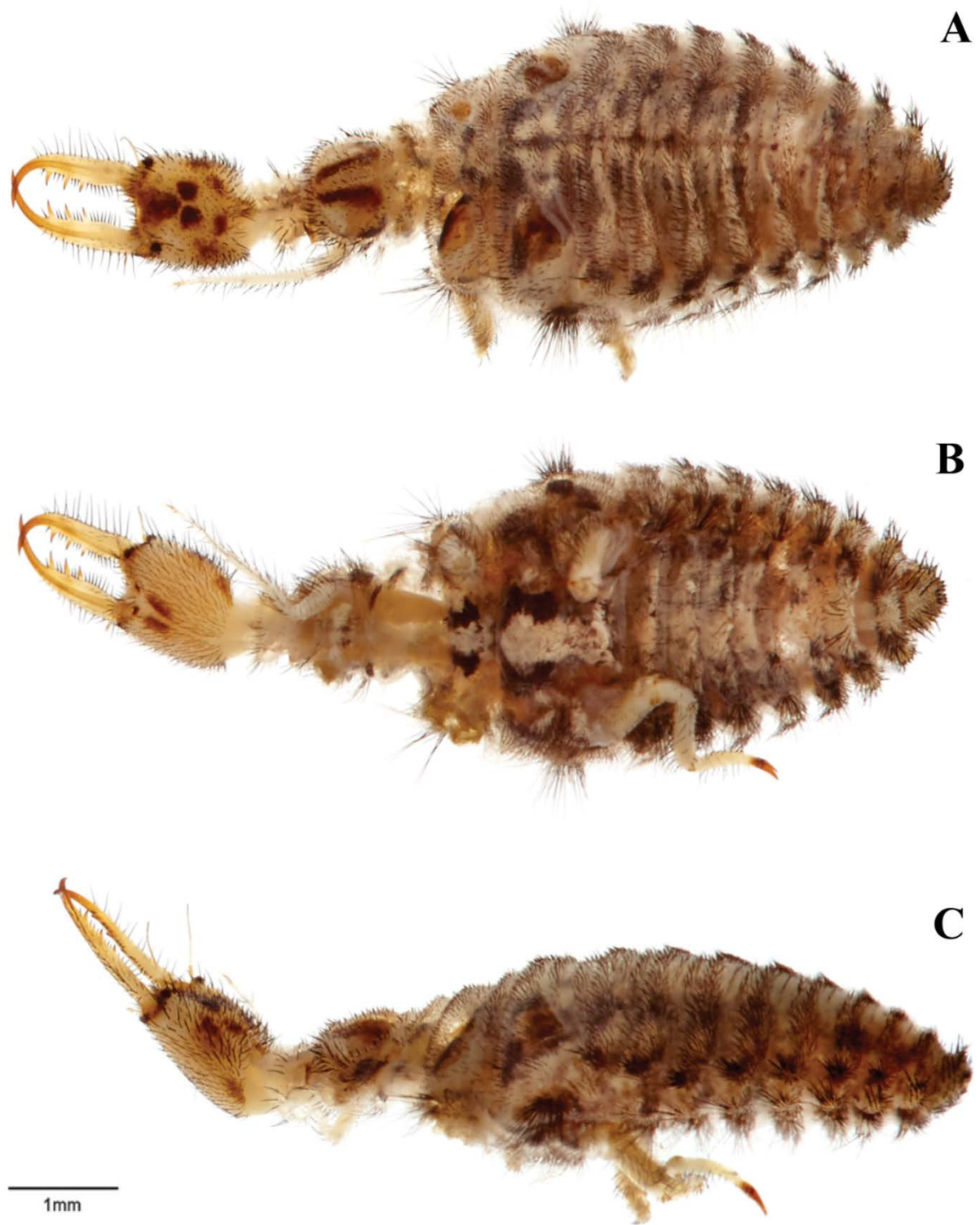


Figura. 3.43. *Myrmeleon hyalinus hyalinus* Olivier, 1811, tercer estadio larvario. A: vista dorsal; B: vista ventral; C: vista lateral.

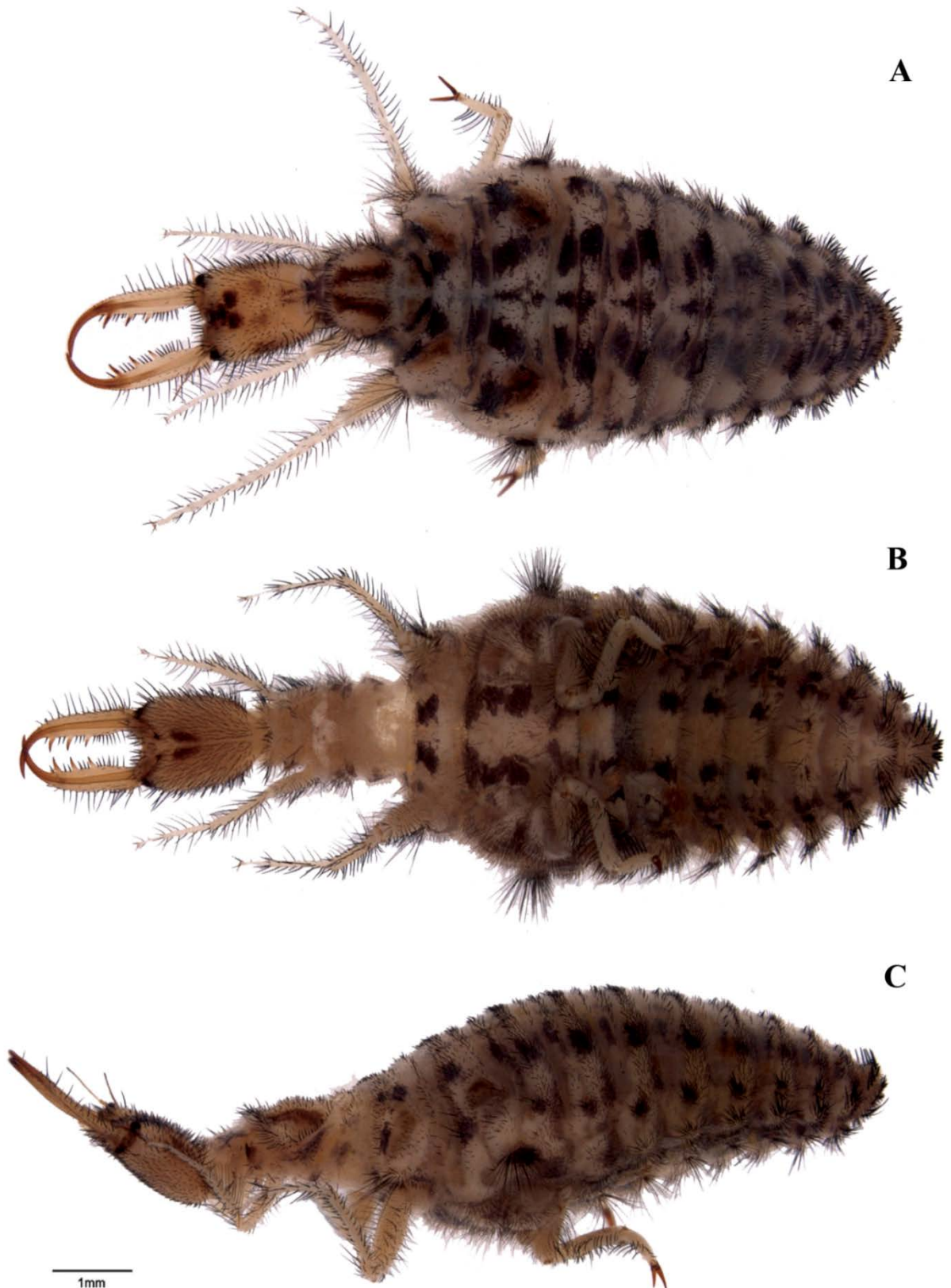


Figura. 3.44. *Myrmeleon hyalinus* Olivier, 1811, tercer estadio larvario. A: vista dorsal; B: vista ventral; C: vista lateral

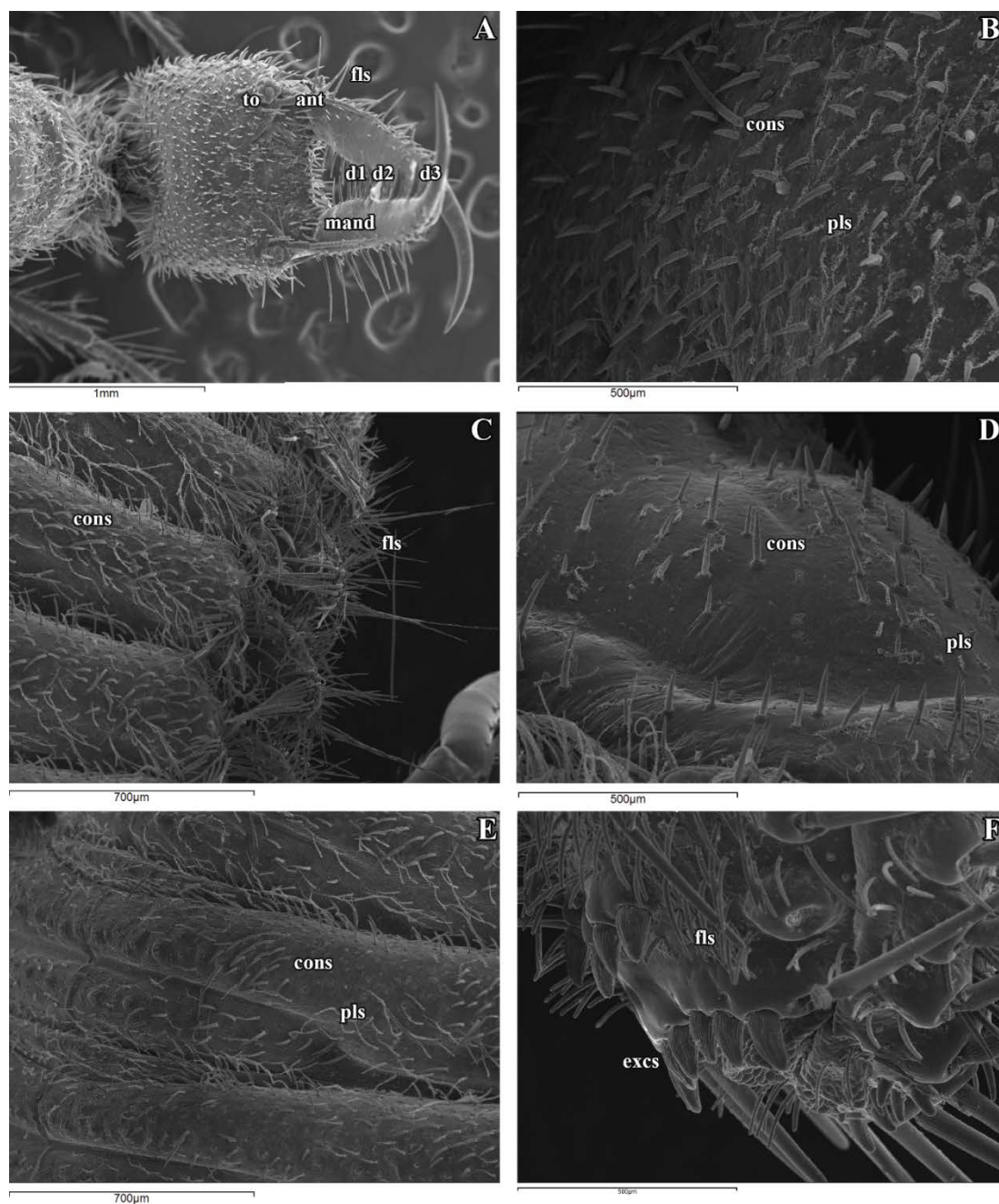


Figura 3.45. Imágenes en SEM del tercer estadio larvario de *Myrmeleon hyalinus* Olivier, 1811. A: cabeza y mandíbulas, vista latero-dorsal; B: detalle de las setas de la zona media de la cabeza, vista latero-dorsal; C: detalle de las setas del lateral del tórax y del abdomen, vista lateral; D: pronoto, vista latero-dorsal; E: setas de la zona dorsal del abdomen, vista latero-dorsal; F: extremo abdominal, vista latero-ventral. Abreviaturas: ant: antenas; cons: setas coniformes; d1, d2, d3: dientes; excs: setas excavadoras; fls: setas filiformes; mand: mandíbula; pls: setas plumosas; to: tubérculo ocular.

Túnez: Tunis, Gammarth, 9.IV.2014, 20 larvas de tercer estadio, R. A. Pantaleoni leg.

Descripción (Figs. 3.46, 3.47, 3.48).

Longitud media del cuerpo 9.20 mm; longitud de la cápsula cefálica 1.78 mm (min-max 1.67-1.87), anchura de la cápsula cefálica 1.53 mm (1.47-1.57), longitud de la mandíbula 1.83 mm (1.75-1.87), ratio anchura cápsula cefálica/longitud cápsula cefálica 0.86, ratio longitud mandibular/longitud cápsula cefálica 1.03.

Coloración general marrón pálido, con un patrón marrón oscuro; zona ventral del cuerpo más pálida con marcas oscuras conspicuas; setas del cuerpo negras (Figs. 3.46, 3.47).

Cápsula cefálica con la zona dorsal mostrando manchas marrón oscuro en el clípeo-labro y una marca borrosa en forma de V posterior; zonas laterales de la cabeza con marcas marrón oscuro; zona ventral de la cabeza pálida con un par de grandes puntos oscuros (Figs. 3.46, 3.47)

La cabeza tiene forma subrectangular, es más larga que ancha (Figs. 3.46, 3.47). En la zona dorsal está cubierta por setas coniformes muy robustas y de longitud variable, con su superficie ornamentada por numerosas líneas longitudinales poco marcadas y pequeños dentículos puntiagudos (Figs. 3.46, 3.47, 3.48-A, 3.48-B, 3.48-D). Crecen también en esta zona numerosas setas plumosas largas, gruesas y con ramificaciones numerosas y largas (Figs. 3.48-A, 3.48-B, 3.48-D). En la zona ventral de la cápsula cefálica existen setas coniformes mucho menos robustas y largas que en la región dorsal, ornamentadas de forma similar a las dorsales (Figs. 3.46, 3.47, 3.48-C). Hay también setas filiformes más estrechas y no acabadas en punta de forma muy aguda con la misma ornamentación que las dorsales, con numerosas líneas longitudinales poco marcadas y muchos dentículos pequeños y puntiagudos (Fig. 3.48-C). Además, en esta zona crecen setas plumosas, ligeramente más finas que las dorsales, largas y con fuerte ramificación (Fig. 3.48-C). El margen anterior del clípeo-labro no presenta incisiones ni lóbulos aparentes (Figs. 3.46, 3.47, 3.48-D). Está cubierto por setas coniformes mucho más largas que las de la región dorsal, acabadas en punta aguda, con el mismo tipo de ornamentación en su superficie; y también por algunas setas plumosas intercaladas (Figs. 3.46, 3.47, 3.48-B, 3.48-D). Las antenas son anchas, mucho más largas que el tubérculo ocular, con al menos 12 flagelómeros (Figs. 3.46, 3.47, 3.48-B, 3.48-D). Los tubérculos oculares son sésiles y no prominentes (Figs. 3.46, 3.47, 3.48-B, 3.48-D). En ellos crecen setas coniformes como las de la zona dorsal de la cabeza en la base del tubérculo, y alguna aislada más corta entre los estemas, todas ellas con una superficie ornamentada por numerosas líneas longitudinales poco evidentes y dentículos débilmente marcados similares a los de la región dorsal (Figs. 3.48-B, 3.48-D).

Las mandíbulas son de coloración marrón pálido y, al menos en algunos especímenes íbero-baleáricos, están caracterizadas por un patrón tricolor llamativo: la parte basal es ocre claro, la sección media entre el diente basal y medio es marrón oscuro y el ápice desde el diente medio hasta el extremo es marrón claro; otros ejemplares presentan coloración uniforme (Figs. 3.46, 3.47). Las mandíbulas son tan largas como la cápsula cefálica, y están provistas de tres dientes equidistantes no muy diferenciados en tamaño. Setas mandibulares interdentes: (5-4)(2-1)(2)(1) (Figs. 3.46, 3.47, 3.48-D). Estas setas son coniformes, largas y no demasiado robustas (Fig.

3.48-D). La ornamentación de la superficie de estas setas es débil, con líneas longitudinales numerosas pero levemente marcadas y dentículos poco evidentes. En la zona dorsal de la mandíbula crecen algunas setas coniformes cortas, esparcidas, intercaladas con algunas filiformes muy cortas, que llegan por el margen externo y de forma aislada al diente apical; todas de ornamentación similar a las interdentes (Figs. 3.46, 3.47, 3.48-B, 3.48-D). En la zona ventral crecen setas coniformes pequeñas externamente a la maxila, que alcanzan el diente medio, y muy pocas setas filiformes en el lateral interno a la maxila en la parte basal de la mandíbula. El margen externo de la mandíbula presenta una franja de largas setas filiformes puntiagudas en la zona basal (Figs. 3.46, 3.47, 3.48-B, 3.48-D). También algunas setas filiformes más cortas y en menor densidad alcanzan la altura del diente apical; todas ellas con ornamentación muy suave, robustas y de diversos tamaños. Hay algunas setas coniformes intercaladas. En la zona lateral de la inserción mandibular aparece un conjunto de setas filiformes agrupadas y largas, no acabadas en punta de forma aguda, algo ensanchadas hacia la mitad de su longitud, y con superficie ornamentada por numerosas líneas longitudinales marcadas y dentículos puntiagudos (Figs. 3.46, 3.47, 3.48-B, 3.48-D). Los palpos labiales son más cortos que la anchura de la base mandibular (Figs. 3.46, 3.47, 3.48-C). El cuarto palpómero está engrosado, y es más largo que el segundo (Figs. 3.46, 3.47, 3.48-C). El palpómero basal está cubierto de setas coniformes robustas, de similar longitud en toda la superficie de este palpómero, excepto en el margen anterior, donde son más largas. Estas setas tienen la superficie igualmente ornamentada a las descritas en la región dorsal (Fig. 3.48-C). También existen setas plumosas intercaladas, gruesas y bien ramificadas, de similar longitud a las del resto de la cabeza. Los palpómeros segundo y tercero poseen una o dos setas coniformes puntiagudas, cortas, y de ornamentación similar al resto de las setas del palpo (Fig. 3.48-C).

El tórax está dorsalmente equipado con setas coniformes robustas, que muestran una ornamentación superficial de líneas numerosas finas no muy marcadas, y denticulación más marcada que las setas de la cabeza, con numerosos dentículos puntiagudos no muy grandes en la zona basal, que desaparece hacia el ápice de estas setas (Figs. 3.46, 3.47, 3.48-E). También crecen numerosas setas plumosas muy largas y gruesas, y con una fuertes y largas ramificaciones (Fig. 3.48-E). Hacia los laterales crecen setas filiformes anchas y acabadas ligeramente en punta, con ornamentación muy débil. De ellas, las más alargadas están en los procesos setíferos, donde aparecen intercaladas también setas plumosas. Los espiráculos mesotorácicos son marrones, y sésiles (Figs. 3.46, 3.47). Los procesos setíferos torácicos son sésiles (Figs. 3.46, 3.47).

Patas marrón pálido, sin manchas (Figs. 3.46, 3.47). Presentan setas filiformes largas. Las patas metatorácicas poseen una franja de setas filiformes largas, con algunas setas coniformes robustas intercaladas.

El abdomen muestra la superficie dorsal cubierta de setas coniformes muy robustas y más largas que en el resto del cuerpo (Figs. 3.46, 3.47), con una ornamentación superficial de líneas numerosas bien marcadas y denticulación puntiaguda notable en toda la longitud de estas setas. Existen setas filiformes intercaladas de la misma ornamentación; y numerosas setas plumosas muy largas y anchas y con una fuerte ramificación, similares a las del tórax aunque en mucha mayor densidad. En los procesos setíferos de los laterales poseen setas filiformes más o menos gruesas, con el mismo tipo de ornamentación que las setas filiformes situadas en los procesos setíferos torácicos. Ventralmente, poseen setas coniformes intercaladas con

setas filiformes acabadas en punta, todas estrechas, con escasa ornamentación en su superficie; y algunas setas plumosas menos largas que en la zona dorsal (Figs. 3.46, 3.47, 3.48-F). Los espiráculos abdominales son marrones, y no pedunculados (Figs. 3.46, 3.47). El esternito abdominal VIII está equipado con procesos odontoides robustos (Figs. 3.46, 3.47). El margen posterior de este esternito está cubierto de setas coniformes robustas y poco ornamentadas (Figs. 3.46, 3.47, 3.48-F). El esternito abdominal IX está provisto de numerosas setas excavadoras, robustas, acabadas en punta roma, irregularmente dispuestas o agrupadas en filas, y mayoritariamente de tamaños subiguales, con algunas más pequeñas intercaladas (Figs. 3.46, 3.47, 3.48-F). Poseen dos rastrillos sésiles, cada uno portando cuatro setas excavadoras similares a las del esternito IX, en las que el par externo es más largo (Figs. 3.46, 3.47, 3.48-F).

Biología: estas larvas se han recolectado en dunas costeras que presentaban cierta vegetación, incluyendo pinos, tanto en la Península Ibérica e Islas Baleares como en Túnez. También se han localizado en riveras de ríos y cursos de ríos secos, mostrando cierta semejanza al hábitat de *M. inconspicuus*, aunque *M. almohadarum* parece algo más termófila.

Comportamiento: se trata de una especie constructora de trampas de caída en forma de cono. Son capaces de moverse únicamente hacia atrás. Son capaces de fingir su muerte si son molestadas durante varios minutos.

Tamaño de los capullos: los capullos que realiza esta especie tienen un diámetro con una media de 7,9 mm.

Notas comparativas: esta especie es muy similar en la coloración del cuerpo y las proporciones relativas a las especies *M. inconspicuus* y a *M. mariaemathildae*, especie también distribuida por Europa (Badano y Pantaleoni, 2014). La larva de *M. almohadarum* está caracterizada por la quetotaxia en el esternito IX, compuesta en la fila anterior por numerosas setas excavadoras situadas de forma irregular, la mayoría de un tamaño similar (Figs. 3.48-F). *M. inconspicuus* por su parte tiene un número de setas menor en la fila anterior de este esternito (Fig. 3.42-F), mientras *M. mariaemathildae* es reconocible debido a la combinación de setas excavadoras largas intercaladas con pequeñas setas filiformes (Badano y Pantaleoni 2014).

Clave de las especies ibero-baleáricas del género *Myrmeleon*.

1. Esternito abdominal IX con una fila anterior de setas excavadoras compuestas por cuatro setas (Figs. 3.41-B, 3.42-F 3.46-B, 3.47-B, 3.48-F)2
 - Esternito abdominal IX con una fila anterior de setas excavadoras compuesta por al menos seis setas (Figs. 3.37-B, 3.38-F, 3.39-B, 3.40-F, 3.43-B, 3.44-B, 3.45-F).....4
2. Coxas de las patas metatorácicas con grandes manchas oscuras (Figs. 3.37-B, 3.37-C, 3.39-B, 3.39-C)3
 - Coxas de las patas metatorácicas sin manchas; zona ventral de la cabeza con dos manchas oscuras alargadas en la zona media (Figs. 3.43-B, 3.43-C, 3.44-B, 3.44-C) *M. hyalinus*
3. Zona ventral de la mandíbula con una cubierta de setas que alcanza el diente basal; fémur del par de patas metatorácicas sin manchas (Fig. 3.39-B, 3.39-C) .. *M. gerlindae*

- Zona ventral de la mandíbula con una cubierta de setas que alcanza el diente medio (Fig. 38-A); fémur del par de patas metatorácicas sin manchas; larva de gran tamaño, con la cápsula cefálica mayor a 2 mm (Fig. 3.37-B, 3.37-C) ***M. formicarius***
- 4. Esternito abdominal IX con la fila anterior de setas excavadoras muy numerosa, dispuesta de forma irregular (Figs. 3.46-B, 3.47-B, 3.48-F) ***M. almohadarum***
- Esternito abdominal IX con la fila anterior de setas poco numerosa, dispuestas de forma más o menos regular (Figs. 3.41-B, 3.42-F) ***M. inconspicuus***

La especie *Myrmeleon bore*, citada una sola vez en la Península Ibérica (ver capítulo 2), no ha sido incluida en la clave por ser improbable su presencia en este territorio. Sin embargo, es inconfundible, ya que es la única especie del género (y de todas las especies íbero-baleáricas de la familia) que posee únicamente tres segmentos en los palpos labiales. Esta larva ha sido descrita y tratada en múltiples ocasiones (Schenck, 1877; Dewitz, 1882; Friheden, 1973; Matsura, 1987; Nicoli Aldini, 2007; Gepp y Hölzel, 1989; Gepp, 2010; Krivokhatsky, 2011; Badano y Pantaleoni, 2014).

Diagnosis de los estadios larvarios del género *Euroleon* Esben-Petersen, 1918.

Margen anterior del clípeo-labro ligeramente cóncavo; la zona dorsal de la cabeza y el pronoto cubierto de setas coniformes cortas y robustas y gruesas setas plumosas; mandíbulas con tres dientes equidistantes en los que el apical es ligeramente más largo que los otros; una seta después del diente apical; margen externo de la mandíbula con un grupo de largas setas filiformes; meso_ y metatórax con procesos setíferos sésiles; abdomen dorsalmente cubierto por setas coniformes, filiformes y plumosas en gran densidad; esternito abdominal VIII con procesos odontoides, margen posterior cubierto de setas filiformes; esternito abdominal IX equipado con una fila anterior de setas excavadoras acabadas en punta, y dos pequeños rastrillos cada uno portando cuatro setas excavadoras del mismo tipo.

Los estadios larvarios de *Euroleon nostras*, especie europea de amplia distribución, fueron descritos en numerosas ocasiones desde el siglo XVIII, mientras que las especies del Este *E. parvus* Hölzel, 1972, *E. polyspilus* (Gerstaecker, 1885) y *E. coreanus* Okamoto, 1926 fueron descritas sólo recientemente (Krivokhatsky 1994, 2011). Es decir, cuatro de las seis especies de este género han sido descritas en sus fases larvarias. Las larvas de *Euroleon* son identificables por las setas filiformes que cubren el margen posterior del esternito abdominal VIII, ya que en las especies del género *Myrmeleon*, el margen posterior del mismo esternito está equipado con cortas setas coniformes robustas.

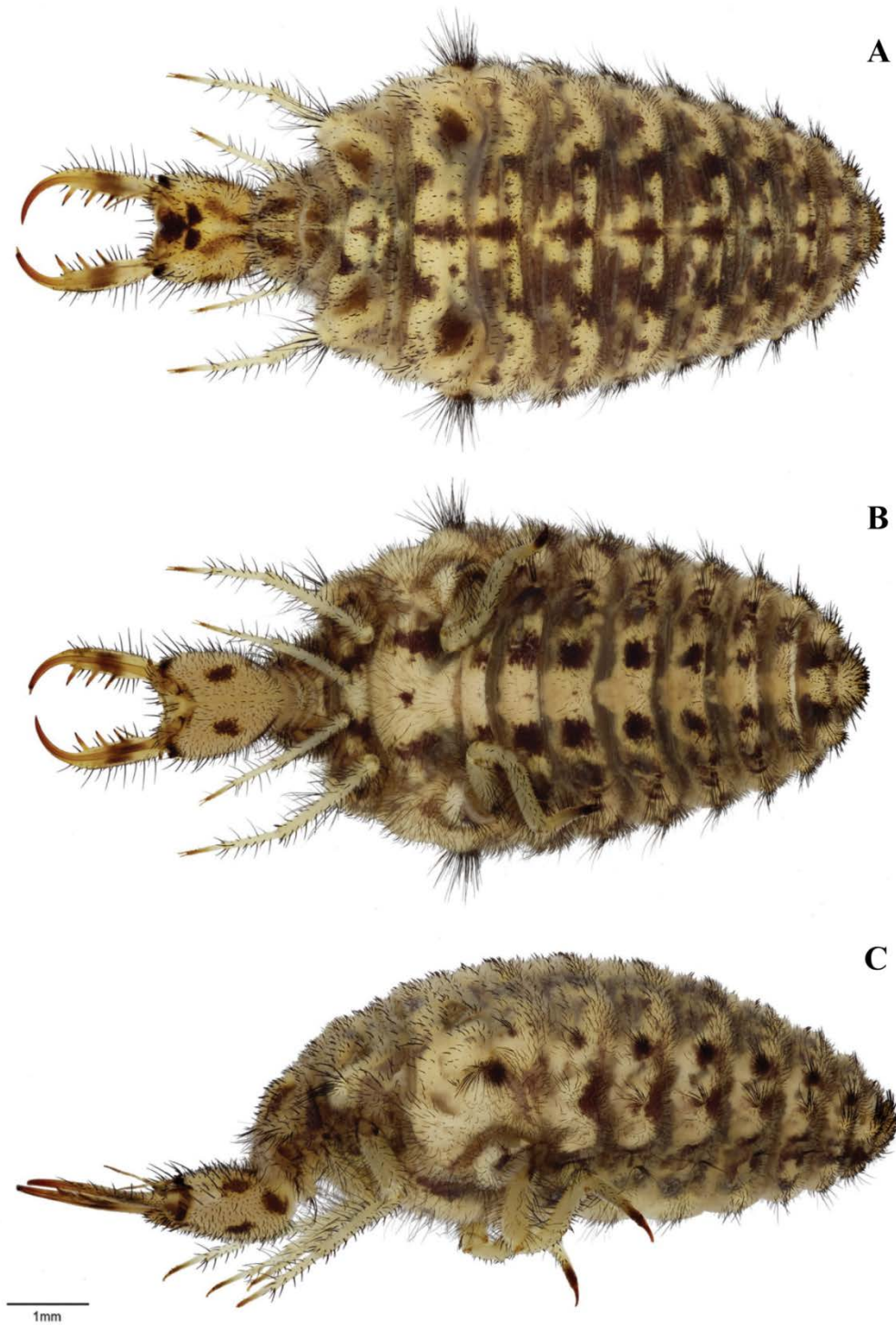


Figura 3.46. *Myrmeleon almohadarum* Badano, Acevedo, Pantaleoni y Monserrat, 2016, tercer estadio larvario; ejemplar con la manchas de la mandíbula presentes. A: vista dorsal; B: vista ventral; C: vista lateral.



Figura 3.47. *Myrmeleon almohadarum* Badano, Acevedo, Pantaleoni y Monserrat, 2016, tercer estadio larvario; ejemplar sin manchas en la mandíbula. A: vista dorsal; B: vista ventral; C: vista lateral.

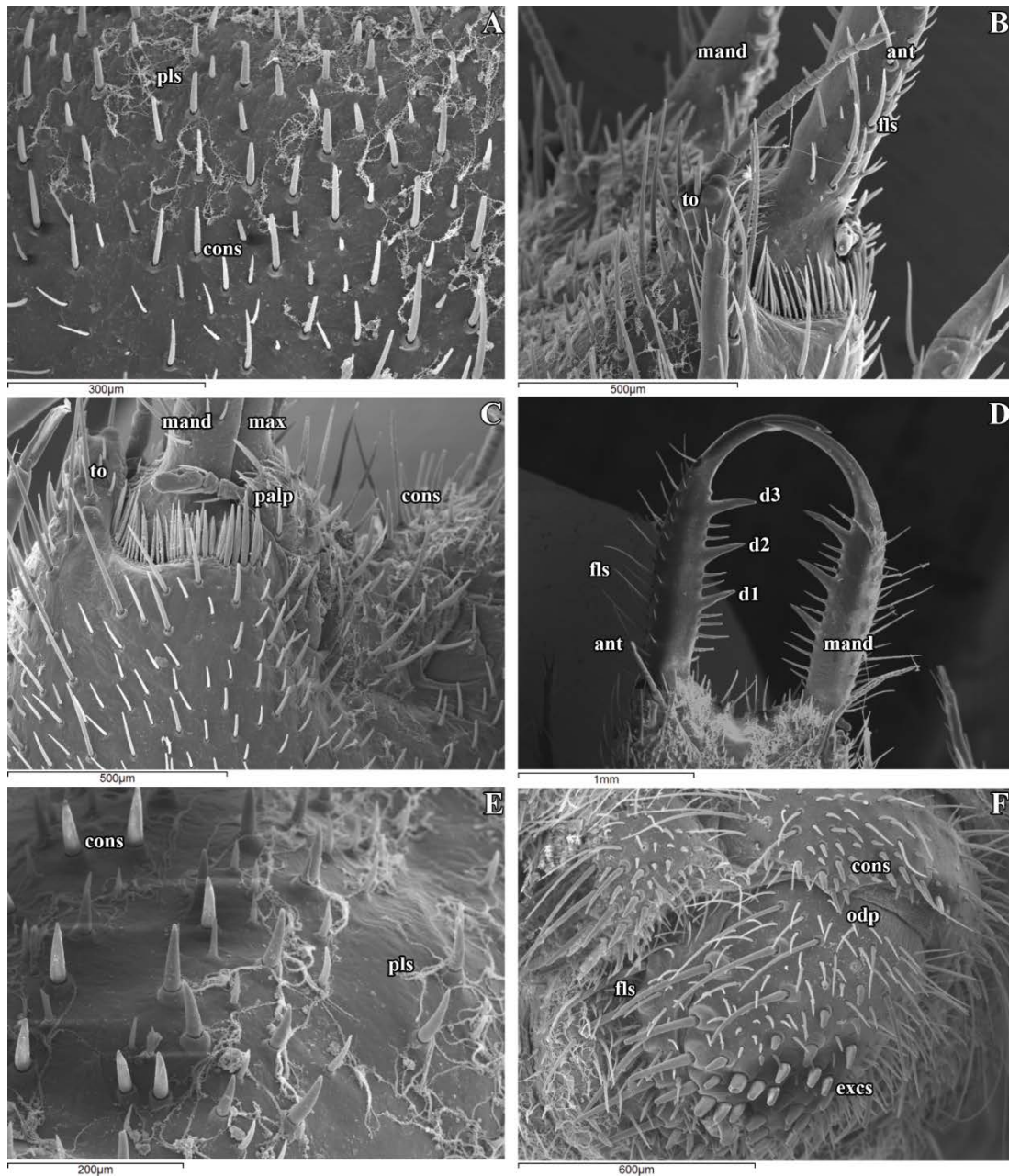


Figura 3.48. Imágenes en SEM del tercer estadio larvario de *Myrmeleon almohadarum* Badano, Acevedo, Pantaleoni y Monserrat, 2016. A: detalle de la zona media de la cabeza, zona dorsal; B: detalle de la región anterior de la cabeza, con el palpo labial y la zona de inserción de la mandíbula y la maxila, vista lateral; C: palpo labial, margen de labro e inserción de la mandíbula, vista ventral; D: mandíbulas, vista dorsal; E: detalle de las setas del pronoto, vista dorsal; F: extremo abdominal, vista latero-ventral. Abreviaturas: ant: antenas; cons: setas coniformes; d1, d2, d3: dientes; excs: setas excavadoras; fls: setas filiformes; mand: mandíbula; max: maxila; odp: proceso odontoide; pls: setas plumosas; to: tubérculo ocular.

***Euroleon nostras* (Geoffroy in Fourcroy, 1785).**

Algunos naturalistas pioneros como Réaumur (1742) y Rösler von Rosenhof (1755), fueron los primeros en tratar el ciclo vital de esta especie debido a la atracción que producía su comportamiento de fabricación de trampas de caída en forma de cono. Sin embargo, la primera descripción científica fue realizada un siglo después por Brauer (1857), nombrándola *Myrmeleon formicarium* (ver también *M. formicarius*). Probablemente debido a su abundancia en Europa, esta hormiga-león fue extensamente redescrita y es probablemente uno de los miembros de la familia mejor conocidos (Hagen, 1873; Koch, 1981; Redtenbacher, 1883, 1884; Eglis, 1939, 1940; Friheden 1973; Steffan, 1975; Gepp y Hölzel, 1989; Gepp, 2010; Krivokhatsky, 1994, 2011, Badano y Pantaleoni, 2014). El trabajo de Principi (1943) es particularmente digno de mención por su precisión y nivel de detalle. Se ha estudiado superficialmente mediante microscopía electrónica en Lipovsek *et al.* (2009).

Material estudiado.

España. Ávila: El Tiemblo, 12.V.2007, 3 larvas de tercer estadio, V. J. Monserrat leg. Cantabria: La Hermida, 28.VI.1988, 2 larvas de tercer estadio, F. Marín leg. Cuenca: Beteta, 27.IX.1985, 2 larvas de tercer estadio, V. J. Monserrat leg. Guadalajara: Aragoncillo, 2 larvas de tercer estadio, L. M. Díaz-Aranda y V. J. Monserrat legs.; Zaorejas, 24.VIII.2013, 3 larvas de tercer estadio. Madrid: La Herrería, 7.VII.1977, 2 larvas de tercer estadio, V. J. Monserrat leg. Soria: Hortezueta, 28.VIII.1985, 1 larva de tercer estadio, V. J. Monserrat leg. Teruel: Fuente de la Señora, Albarracín, 8.VII.1991, 3 larvas de tercer estadio, V. J. Monserrat leg.; Calomarde, 28.VI.1987, 2 larvas de tercer estadio, L. M. Díaz-Aranda y V. J. Monserrat legs.; Royuela, 20.VI.1987, 2 larvas de tercer estadio, L. M. Díaz-Aranda y V. J. Monserrat legs. Toledo: Navamorcuende, El Piélagos, 25.V.2011, 6 larvas de tercer estadio (2 larvas criadas hasta imago), F. Acevedo, V. J. Monserrat y V. Triviño legs.

Descripción (Figs. 3.49, 3.50).

Tamaño: longitud del cuerpo 10.22 mm; longitud cápsula cefálica 2.31 mm (2.01–2.65), anchura cápsula cefálica 1.89 mm (1.62–2.25), longitud mandibular 2.46 mm (2.11–2.64), anchura cápsula cefálica / longitud cápsula cefálica 0.82, longitud mandibular / longitud cápsula cefálica 1.06.

Coloración general marrón rojiza con marcas oscuras; parte ventral pálida con largas marcas oscuras; setas del cuerpo negra (Fig. 3.49).

Cápsula cefálica mostrando en la parte dorsal de la cabeza un par de manchas anteriores y una marca marrón en forma de V; zona ventral pálida moteada de marrón, con un par de marcas medias alargadas y un par de puntos; zonas laterales con marcas oscuras (Fig. 3.49).

La cabeza es más larga que ancha (Fig. 3.49). Dorsalmente está cubierta de setas coniformes de longitud variable, muy robustas, con una ornamentación en su superficie de numerosas líneas longitudinales poco marcadas y pequeños dentículos puntiagudos (Figs. 3.49, 3.50-B, 4.3-A). También hay numerosas setas plumosas muy largas, gruesas y con ramificaciones numerosas y largas (Fig. 3.50-B). En la zona ventral de la cápsula cefálica, existen setas coniformes algo menos robustas y largas

que en la región dorsal, aunque igualmente ornamentadas (Figs. 3.49, 3.50-C). Crecen también algunas setas filiformes más estrechas y poco robustas, aunque con la misma ornamentación de numerosas líneas longitudinales poco marcadas con muchos dentículos pequeños y puntiagudos (Fig. 3.50-C). Además, aparecen numerosas setas plumosas, algo más finas que las dorsales, y con fuerte ramificación. El margen anterior del clipeo-labro no presenta incisiones ni lóbulos (Fig. 3.49). Esta zona está cubierta por setas coniformes más grandes que las de la zona dorsal de la cabeza aunque con el mismo tipo de ornamentación en superficie (Figs. 3.49, 4.3-A). También hay algunas setas plumosas intercaladas, anchas y bien ramificadas. Las antenas son anchas, mucho más largas que el tubérculo ocular (Figs. 3.49, 4.3-A), con al menos 12 flagelómeros. Los tubérculos oculares no son prominentes, y son sésiles (Figs. 3.49, 4.3-A). En ellos crecen setas coniformes como las de la zona dorsal de la cabeza, muy robustas, que son muy numerosas en la base del tubérculo ocular y se encuentran aisladamente entre los estemas (Fig. 4.3-A). Estas setas muestran una superficie ornamentada por numerosas líneas longitudinales poco evidentes y dentículos débilmente marcados, similares a los de la región dorsal.

Las mandíbulas son de coloración marrón pálido (Fig. 3.49). Son tan largas como la cápsula cefálica (Fig. 3.49). Setas mandibulares interdentes (más de 5)(2)(2)(1) (Figs. 3.49, 3.50-A). Dichas setas son coniformes, largas, aproximadamente todas del mismo tamaño (Fig. 3.50-A). La ornamentación de su superficie es débil, con líneas longitudinales numerosas pero levemente marcadas y dentículos apenas perceptibles. La parte dorsal de la mandíbula está cubierta por setas coniformes cortas, tanto en el margen externo como interno, alcanzando algunas de estas setas aisladamente una altura superior a la del diente apical (Figs. 3.49, 3.50-A, 4.3-A). Dichas setas presentan una superficie ornamentada casi imperceptiblemente. En la región mandibular ventral, aparecen setas coniformes muy cortas y robustas en el lateral externo, alcanzando el diente basal, y se encuentran más dispersas en el lateral interno. Además, crecen algunas setas plumosas gruesas, de ramificación no muy acusada, tanto en la zona dorsal como ventral de la mandíbula. El margen externo de la mandíbula presenta en la zona basal una franja de largas setas filiformes, robustas y de diversos tamaños, acabadas en punta aguda (Figs. 3.49, 3.50-C, 4.3-A); estas setas presentan una ornamentación muy suave. También crecen algunas coniformes intercaladas. En la zona lateral externa de la inserción mandibular aparece un conjunto de setas filiformes largas agrupadas, algo ensanchadas hacia la mitad de su longitud, con una superficie ornamentada con numerosas líneas longitudinales marcadas y dentículos puntiagudos (Figs. 3.49, 4.3-A). Los palpos labiales son pequeños, claramente más cortos que la anchura de la base de la mandíbula (Figs. 3.49, 3.50-C). El segundo palpómero es ligeramente mayor que el cuarto. El cuarto palpómero está ligeramente engrosado (Figs. 3.49, 3.50-C). El palpómero basal presenta setas coniformes robustas, de similar longitud en toda su superficie excepto en el margen anterior, donde son algo más largas; la superficie de estas setas está igualmente ornamentada a la de las de la región dorsal de la cabeza (Fig. 3.50-C). En este palpómero basal también crecen setas plumosas intercaladas, gruesas y bien ramificadas, de similar longitud a las del resto de la zona ventral de la cabeza. Los palpómeros segundo y tercero poseen una o dos setas coniformes, de tamaño similar a las del palpómero basal, y de ornamentación igual a estas (Fig. 3.50-C).

En el tórax, el pronoto está cubierto de setas coniformes cortas, pero robustas (Figs. 3.49, 3.50-D). Muestran una ornamentación superficial de numerosas líneas finas no muy marcadas, y denticulación más marcada que las setas de la cabeza, con

numerosos denticulos puntiagudos no muy grandes y marcados en la zona basal, desapareciendo la ornamentación hacia el ápice de estas setas. Intercaladas a ellas existen numerosas setas plumosas extremadamente largas y gruesas, y con una fuerte ramificación (Fig. 3.50-D). Además, en el margen anterior del pronoto existen setas coniformes largas, con el mismo tipo de ornamentación que las de la superficie dorsal de la cabeza. Dorsalmente, el resto del tórax presenta la misma quetotaxia, añadiendo hacia los laterales setas filiformes anchas y acabadas ligeramente en punta, con ornamentación muy débil., y aparecen intercaladas también setas plumosas (Fig. 3.49). Los espiráculos mesotorácicos son marrones, y son sésiles (Fig. 3.49). Los procesos setíferos son sésiles (Fig. 3.49).

Las patas son de coloración pálida (Fig. 3.49). Presentan setas filiformes largas, y sin ornamentación apreciable. Las patas metatorácicas poseen una franja de setas filiformes largas y no ornamentadas, con algunas setas coniformes robustas intercaladas, con ornamentación casi inapreciable.

En el abdomen, la zona dorsal presenta muchísimas setas coniformes muy robustas y más largas que las del resto del cuerpo, de ornamentación superficial con líneas numerosas bien marcadas y denticulación puntiaguda notable en toda la longitud de estas setas (Figs. 3.49, 3.50-E). Aparecen entre ellas setas filiformes de la misma ornamentación; y numerosas setas plumosas intercaladas muy largas y anchas y con una fuerte ramificación, similares a las del tórax aunque en mucha mayor densidad (Figs. 3.49, 3.50-E). En los procesos setíferos de los laterales poseen setas filiformes más o menos gruesas, con el mismo tipo de ornamentación que las setas filiformes situadas en los procesos setíferos torácicos. Ventralmente, poseen setas coniformes, intercaladas con setas filiformes acabadas en punta, más finas que las de la zona dorsal, con escasa ornamentación en su superficie (Fig. 3.49). Los espiráculos abdominales son marrones, y no pedunculados (Fig. 3.49). El esternito abdominal VIII tiene procesos odontoides (Fig. 3.49). El margen posterior de este esternito está cubierto de largas y estrechas setas filiformes, con una superficie escasamente ornamentada (Fig. 3.49). El esternito abdominal IX muestra una fila anterior de cuatro setas excavadoras robustas, acabadas en punta roma y sin ornamentar (Figs. 3.49, 3.50-F). Poseen dos rastrillos pequeños, que portan cada uno cuatro setas excavadoras similares a las anteriores, en las que el par externo es claramente de mayor longitud que el resto (Figs. 3.49, 3.50-F).

Las larvas de esta especie son notablemente similares a las especies del grupo de *M. formicarius* en el aspecto general y la disposición de las setas excavadoras en el esternito abdominal IX, aunque son identificables por la ausencia de manchas en el par de patas metatorácico y por poseer al final del esternito IX setas filiformes y no coniformes. Además el color rojizo del cuerpo permite una fácil identificación de esta hormiga león.

Biología: *E. nostras* es una especie citada de una gran variedad de biotopos desde el nivel del mar a las montañas, a pesar de evitar ambientes muy xéricos. Generalmente en la Península Ibérica *E. nostras* prefiere ambientes boscosos, aunque en el norte peninsular ha sido recolectada en zonas próximas a la costa. Las trampas en forma de cono son construidas en condiciones protegidas siempre que un sustrato suelto adecuado esté presente, por lo que las larvas se encuentran normalmente bajo salientes rocosos, cerca de escarpes, en la entrada de cuevas o en la base de los árboles.

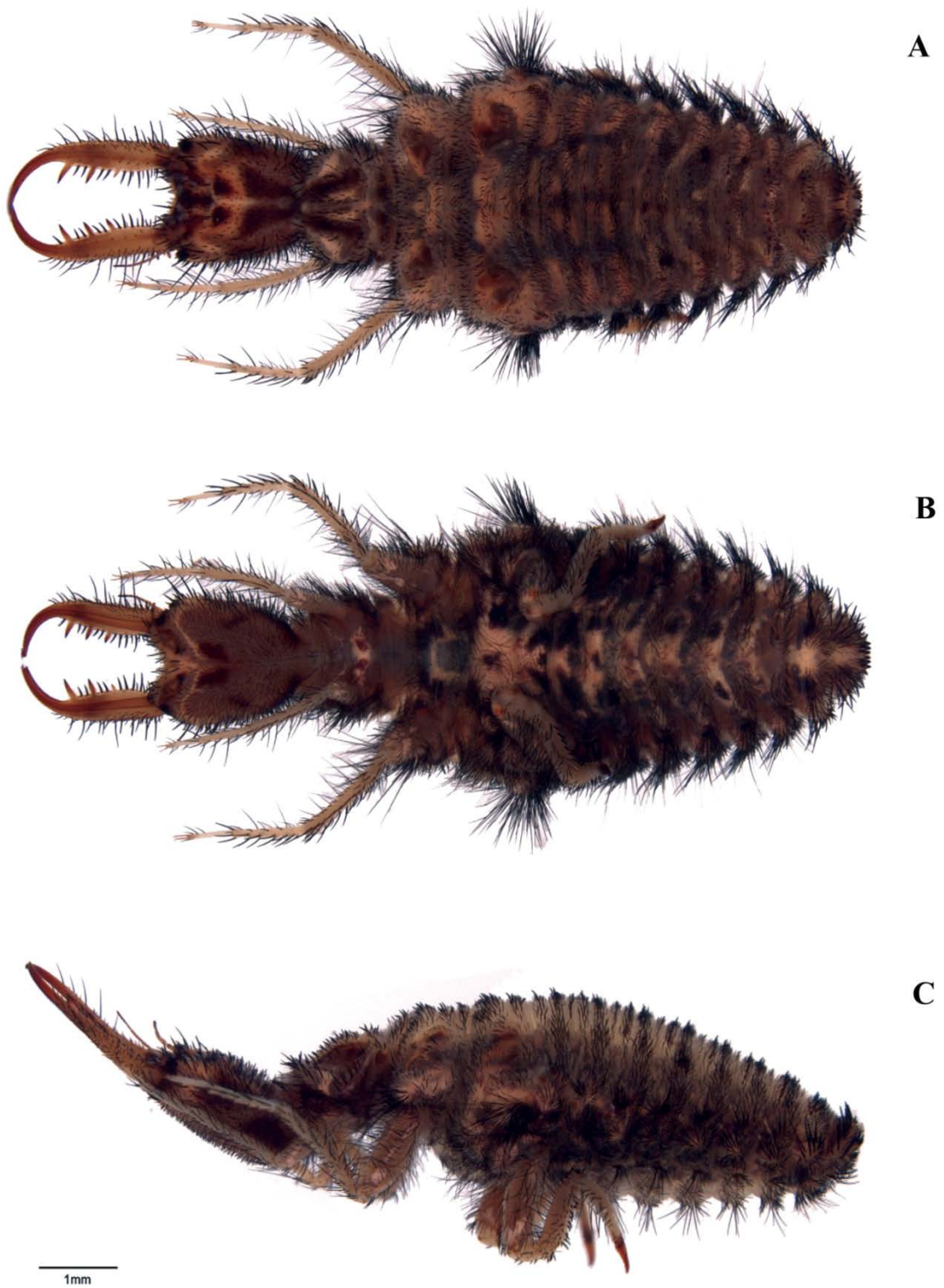


Figura. 3.49. *Euroleon nostras* (Geoffroy en Fourcroy, 1785), tercer estadio larvario. A: vista dorsal; B: vista ventral; C: vista lateral.

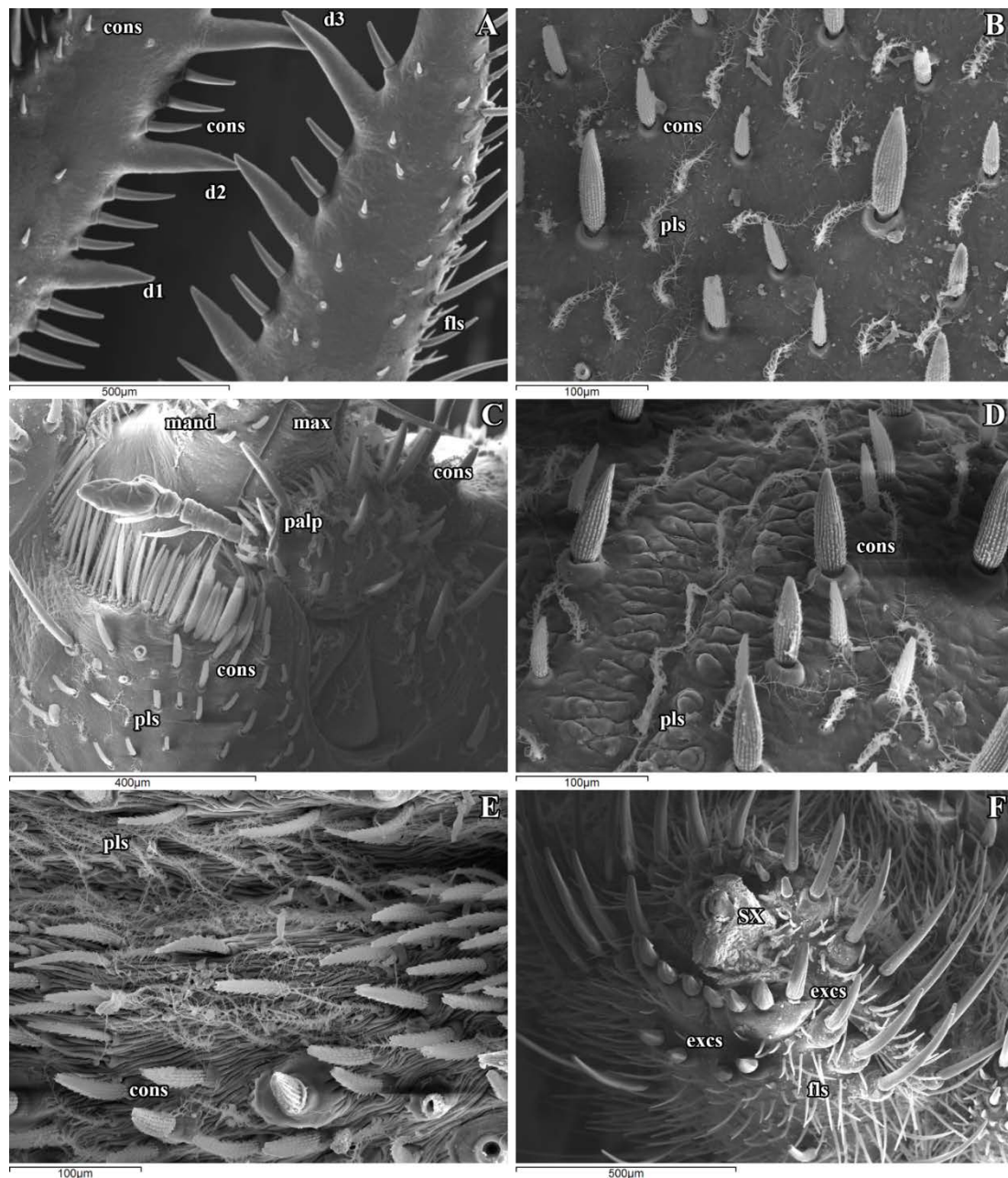


Figura 3.50. Imágenes en SEM del tercer estadio larvario de *Euroleon nostras* (Geoffroy en Fourcroy, 1785). A: detalle de la zona media de las mandíbulas, vista dorsal; B: detalle de las setas de la zona media de la cabeza, vista dorsal; C: detalle de la región anterior de la cabeza, con el palpo labial y la zona de inserción de la mandíbula y la maxila, vista latero-ventral; D: detalle de las setas del pronoto, vista dorsal; E: setas de la zona dorsal del abdomen, vista dorsal; F: extremo abdominal, vista ventro-caudal. Abreviaturas: cons: setas coniformes; d1, d2, d3: dientes; excs: setas excavadoras; fls: setas filiformes; mand: mandíbula; max: maxila; palp: palpo labial; pls: setas plumosas.

Comportamiento: se trata de una especie constructora de trampas de caída en forma de cono. Son capaces de moverse únicamente hacia atrás.

3.4. Otros datos: períodos de desarrollo y parasitoides

Períodos de desarrollo.

Como se ha comentado en la Introducción a esta Tesis, desde primer estadio hasta adulto, el tiempo que transcurre es generalmente de algo menos tres años, y las especies suelen pasar un invierno en el primer estadio larvario, y el segundo en el tercero, emergiendo los adultos en verano (Steffan, 1971; Popov, 1984; New, 1986, 1989). Así se ha comprobado que sucede en las especies estudiadas en la Península Ibérica e Islas Baleares en las que se han podido criar ejemplares en estadio larvario.

Sin embargo, en las dos especies de *Acanthaclisini* presentes en este estudio el período de desarrollo es mayor. Aún se están criando larvas en tercer estadio de *Synclisis baetica* que fueron recolectadas en el verano de 2013 en primer estadio, y tanto de este taxón como de *Acanthaclisis occitanica* se han criado ejemplares durante más de tres años.

Ambas especies pasan un invierno en primer estadio, y ninguno en segundo estadio, al igual que el resto de especies. Es el tercer estadio de *Acanthaclisis occitanica* y *Synclisis baetica* el que es el más largo, y se ha observado en este estudio que pueden pasar, al menos, dos inviernos en esta fase. Por tanto, a pesar de que no se ha estudiado el tiempo completo de desarrollo de cada especie, tan sólo estas dos pasan más de un invierno en tercer estadio, por lo que su tiempo total de desarrollo es mayor a tres años. No puede aportarse información sobre la tribu Palparini, aunque en el resto de tribus, en las que sí se han criado ejemplares, al menos de alguna especie, tan sólo han pasado un invierno en tercer estadio.

Parasitoides.

A continuación, se anotan los parasitoides obtenidos a partir de la cría de las larvas, indicando tanto el nombre de la especie parásita como el de su hospedador.

Hymenoptera: Chalcidoidea, Chalcididae, *Lasiochalcidia dargelassi* (Latreille, 1805). Obtenido a partir de una larva de *Neuroleon ocreatus*. Fecha de recolección de la larva de tercer estadio: 17.VII.2015; fecha de pupación de la larva: 11.VIII.2015; fecha de emergencia del parasitoide: 8.IX.2015. Lugar: España. Alicante, El Pinet. Este parasitoide no estaba citado anteriormente en la Península Ibérica.

Hymenoptera: Chalcidoidea Chalcididae: *Hybothorax graffi* Ratzeburg, 1844. Obtenido a partir de una larva de especie indeterminada. Fecha de recolección de la larva de tercer estadio: 29.IV.1987; fecha de emergencia del parasitoide: 5.VII.1987. Lugar: España. Teruel, Puente Dornaque, Sierra de Albarracín. V. J. Monserrat leg. Esta especie es relativamente común en Europa en numerosas especies de Myrmeleontidae (Steffan, 1959b; Papp, 1981; Gepp y Hölzel, 1989; Sellenschlo y Tröger, 1993; Stange, 2004).

Hymenoptera: Chalcidoidea, Perilampidae. Obtenido a partir de una larva de *Neuroleon egenus*. Fecha de recolección de la larva de tercer estadio: 8.VI.2012; fecha de pupación de la larva: 25.VI.2012; fecha de emergencia del parasitoide: 20-23.VII.2012. Lugar: España. Ciudad Real, Navas de Estena, P. N. Cabañeros.

Diptera: Bombilydae, Anthracinae. *Micomitra stupida* (Rossi, 1790). Obtenido a partir de una larva de *Myrmeleon inconspicuus*. Fecha de recolección de la larva de tercer estadio: 29.V.2012; fecha de pupación de la larva: 25.VI.2012; fecha de emergencia del parasitoide: 20-23.VII.2012. Lugar: España. Huelva, Punta Umbría. Esta especie ya había sido encontrada como parásita en cuatro especies de Myrmeleontidae en Europa: *Euroleon nostras*, *Myrmeleon inconspicuus*, *Megistopus flavicornis* y *Creoleon lugdunensis* (Steffan, 1967; Pantaleoni, 1984; Abraham, 1998; Stange, 2004).

Estas especies se han considerado parasitoides (y no parásitos), porque son insectos cuyas larvas se alimentan y desarrollan en el interior (endoparásitos) del cuerpo de la larva; y cada larva de parasitoide se desarrolla en un solo huésped al que termina matando. El parasitoide adulto es un insecto de vida libre que puede ser tanto herbívoro como depredador (Askew, 1971; Godfray, 1994; Quicke, 1997).

3.5. DISCUSIÓN

La morfología de las larvas es una herramienta fundamental en la sistemática y taxonomía de la familia Myrmeleontidae (Stange y Miller, 1990; Stange, 2004; Badano y Pantaleoni, 2014). El número de especies íbero-baleáricas es relativamente pequeño para establecer conclusiones sistemáticas sobre la familia, pero el presente trabajo basado en morfología general y tipo de quetotaxia ofrece un buen avance preliminar de lo que se podría obtener mediante un estudio global de las larvas de la familia mediante este tipo de trabajos.

En las especies estudiadas, sólo el primer estadio presenta diferencias respecto al resto de fases larvarias, sobre todo en coloración y proporciones de cabeza y mandíbulas, siendo los estadios segundo y tercero mucho más parecidos entre sí. A pesar de ello, los caracteres utilizados en las claves de identificación a nivel genérico sirven para todos los estadios, pese a que en algunos géneros considerados de la tribu Nemoleontini, y entre las especies del género *Myrmeleon* y la especie *Euroleon nostras* (Geoffroy en Fourcroy, 1785) de la tribu Myrmeleontini, existen grandes dificultades para identificar las especies en el primer estadio. Esto es debido principalmente a su pequeño tamaño, la diferencia de proporciones, y su coloración.

Se han observado cuatro métodos de captura de presas en las larvas: cazadores al acecho, cazadores activos mediante persecución a la presa, fabricantes de trampas de caída obligados y fabricantes de trampas de caída facultativos. Estas formas de atrapar a las presas ya habían sido identificadas en otros trabajos (Principi, 1947; Steffan, 1971; Acevedo *et al.*, 2013, 2014; Badano *et al.*, 2014; Badano y Pantaleoni, 2014; etc.), aunque no se habían dividido en estos cuatro tipos de formas de cazar.

Además, como se ha comentado, no se había llevado a cabo ningún estudio con microscopía electrónica de las larvas de esta familia realizando comparaciones de quetotaxia entre taxones, a excepción de Cesaroni *et al.* (2010) quienes comparan la morfología similar de las larvas de *Megistopus flavicornis* y *Gymnocnemia variegata*, ayudándose de imágenes en SEM para comparar algunas setas de la cabeza, y Nicoli Aldini (2007) comparando las setas del margen del labro en *Myrmeleon bore* y *M. inconspicuus*, aunque sin tratar el tema en profundidad. También Lipovsek *et al.* (2009) comentan las setas de las larvas de *Neuroleon microstenus*, *M. formicarius* y *Euroleon nostras*, pero no realizan un análisis comparativo entre ellas.

3.5.1. Implicaciones del estudio de las fases larvarias en la familia Myrmeleontidae.

A continuación se comentan los caracteres diferenciales de las tribus y géneros tratados.

Las primeras larvas descritas en este trabajo, de la tribu Palparini, representadas en este estudio por la especie *Palpares libelluloides*, poseen en sus últimos estadios dos estructuras de forma triangular y con función excavadora en el extremo del esternito IX del abdomen denominadas *fossoria*, que representan probablemente una adaptación a enterrarse en larvas de este enorme tamaño; y son una de las principales características del grupo (Mansell, 1996a, 2004; Stange, 2004; Badano y Pantaleoni, 2014). Dichas estructuras no están presentes en las larvas de primer estadio, en las que existen los típicos rastrillos de muchas otras especies, demostrando que no se trata de

un carácter ancestral como ya habían sugerido diversos autores (Mansell, 1999, 2004). Las larvas de esta tribu tienen en común, además de las *fossoria*, presentar una cabeza comparativamente grande y robusta, con tubérculos oculares prominentes; las mandíbulas fuertes y rectas con tres a seis dientes; los palpos labiales con cuatro segmentos articulados, al menos tan largos como la anchura de la base mandibular; el tórax con procesos setíferos pedunculados; los procesos setíferos abdominales sésiles; el esternito abdominal VIII está equipado con grandes procesos odontoides; y el esternito abdominal IX más ancho que largo (Stange, 1994; Mansell, 1999). El número de dientes de las larvas (que varía de tres a seis) podría ser importante en la taxonomía del grupo (Stange 2004; Mansell, 2004).

La morfología general de las larvas de Palparini, comparado con el resto de larvas estudiadas, no parece justificar su estatus de subfamilia, hecho ya indicado por Mansell (1999; 2004) y Badano y Pantaleoni (2014), aunque contradice lo indicado por Badano *et al.* (2016a). Sin embargo, solamente las larvas de otros tres géneros (además de *Palpares*) de esta subfamilia han sido identificadas. Todas viven en arenas abiertas, se mueven hacia delante y hacia atrás, no construyen trampas de caída y se alimentan de varios tipos de insectos, incluyendo saltamontes (Mansell, 1996a, 2004; Stange, 2004; Badano y Pantaleoni, 2014). El estudio mediante microscopía electrónica de larvas de esta tribu, así como análisis moleculares, parecen necesarios para ayudar a esclarecer el estatus taxonómico de este grupo.

Las larvas de *Tricholeon*, único género ibérico conocido perteneciente a la tribu Dendroleontini, muestran los caracteres típicos de la mayoría de los géneros conocidos de esta tribu: mandíbula curvada hacia arriba, pequeños pero prominentes tubérculos oculares, los palpos labiales más largos que la anchura de la base mandibular, los espiráculos mesotorácicos no nacen en un tubérculo, existe un penacho de setas en el centro del mesonoto, en el tórax los procesos setíferos torácicos son pedunculados en el primer par y subpedunculados en el segundo par, los procesos setíferos abdominales son sésiles, el esternito abdominal VIII no presenta procesos odontoides, y el esternito abdominal IX es más largo que ancho, cónico, sin rastrillos ni *fossoria*.

La tribu Dendroleontini fue redefinida principalmente en base a la morfología de sus larvas, subrayando la importancia de algunos caracteres, en especial el penacho de setas del mesonoto que es exclusivo de este grupo (Stange, 1994, 2004). Sin embargo, la sistemática de los géneros (y especies) de Dendroleontini es particularmente compleja, y las larvas son conocidas solamente de una minoría de géneros, algunos de ellos incluso no están equipados con esta peculiar estructura (Stange, 2004; Acevedo *et al.*, 2014).

Como ejemplo de esta situación, los estadios larvarios de las especies africanas del género *Tricholeon* (*T. hirtellus* y *T. nigripes*) se diferencian en morfología general de algunos géneros de la misma tribu como *Cymothales* Gerstäcker, 1893, y de otras tribus como *Solter* (tribu Gepini) tan sólo en que tienen los procesos setíferos mesotorácicos anteriores muy pronunciados y pedunculados (son más de tres veces más largos que anchos) (Mansell 1988; Stange 2004; Acevedo *et al.*, 2014). Y sin embargo, la larva de *T. relictus* parece ser más similar en su morfología general a *Dendroleon* (también de la tribu Dendroleontini) que a sus congéneres africanos en ambos caracteres, ya que el proceso setífero anterior no es más de tres veces más largo que ancho y el diente medio es notablemente más largo que la anchura mandibular. De hecho, la especie europea *D. pantherinus*, presenta estadios larvarios notablemente

similares a los de *T. relictus* en su morfología general (Acevedo *et al.*, 2014). *D. pantherinus* es una especie proporcionalmente más grande que *T. relictus*, que está caracterizado por sus mandíbulas comparativamente más fornidas. En *D. pantherinus*, una seta mandibular interdental está presente entre los dientes medio y apical, mientras que esta seta está siempre ausente en *T. relictus*. También la coloración de la cápsula cefálica y las setas del cuerpo son diferentes entre ellas. Por el contrario, el esternito abdominal IX no muestra diferencias apreciables entre las dos especies (Acevedo *et al.*, 2014).

Desde un punto de vista ecológico, ambas especies son especialistas en depredar manteniéndose a la espera en la oscuridad de ambientes protegidos. *D. pantherinus* está típicamente asociado con oquedades de árboles pero es también capaz de colonizar diferentes microhábitats, incluyendo construcciones humanas (Gepp, 2010; Badano y Pantaleoni, 2014); mientras *T. relictus* probablemente sea habitante de cuevas, aunque también colonizan construcciones humanas como indicaron Monserrat y Acevedo (2011, 2013) y Acevedo *et al.* (2014). Las larvas conocidas de la mayoría del resto de taxones de Dendroleontini parecen estar asociadas también con hábitats oscuros y protegidos, como oquedades de los árboles, paredes rocosas y cuevas (Mansell, 1988, 2000; Stange *et al.*, 2003; Stange, 2004; Acevedo *et al.*, 2014; Badano y Pantaleoni, 2014), que potencialmente les permiten colonizar edificios como ha sido documentado en *Tricholeon* y *Dendroleon*.

El tipo de quetotaxia que se ha observado en *Tricholeon relictus* mediante SEM, con una superficie de sus setas dorsales tan extremadamente ornamentada, sugieren que un estudio más profundo de las larvas de otros géneros que se consideran de la misma tribu, podría ayudar a lograr definir la posición sistemática de los géneros de Dendroleontini. Algunos autores, basándose en caracteres larvarios, ya lo han considerado un grupo ancestral dentro de la familia (Stange y Miller, 1990; Mansell, 1996a), y el tipo de quetotaxia tan único encontrado en *T. relictus* podría ser también indicativo de ello.

La larva de la especie *Solter liber*, considerada aquí perteneciente a la tribu Gepini, (Badano *et al.*, 2014), también muestra semejanzas a la de *T. relictus*, aunque es claramente diferenciable. Entre los caracteres morfológicos que las diferencian entre ellas, *S. liber* no presenta la característica mandíbula curvada hacia arriba, el diente medio de esta especie está más cerca del apical que del basal y es el más grande, el esternito abdominal VIII muestra pequeños procesos odontoides, y el esternito abdominal IX presenta rastrillos. Sin embargo, la quetotaxia de ambas especies, en las que existen dolichaster y setas truncadas en la zona dorsal con una ornamentación extraordinariamente acusada, que sólo se da de ese modo en estas dos especies entre las analizadas en esta Tesis, parece indicar que están próximamente relacionadas, como ya se comentó en Acevedo *et al.* (2014) y Badano *et al.* (2014). La ecología y hábitos de caza de ambas especies también son similares, a pesar de que a diferencia de las larvas de *T. relictus*, las larvas de *S. liber* sí han sido encontradas en su hábitat natural: oquedades de las paredes de las ramblas subdesérticas, enterradas en el fino sustrato que se encuentra allí (Badano *et al.*, 2014).

La tribu Myrmecaelurini es quizá la que presenta un estatus menos esclarecido de las presentes en la Península Ibérica. *Myrmecaelurus trigrammus* es el representante ibero-baleárico, y aunque históricamente el género *Solter* ha sido ubicado frecuentemente en esta tribu, las diferencias en los caracteres morfológicos son tan

evidentes que han hecho que se considere aquí a este último género perteneciente a la tribu Gepini, establecida por Markl (1954). Para crear la gran tribu Myrmecaelurini y considerar *Solter* en ella, Stange y Miller (1990) y Stange (2004) se apoyaron en que las larvas poseen el diente mandibular medio notablemente más grande que el resto, aunque este carácter es actualmente compartido con Nesoleontini y Brachynemurini (Stange 1994, 2004; Stange y Miller, 1990; Badano *et al.*, 2014). Como se indicó en el artículo publicado durante esta tesis (Badano *et al.*, 2014), parece particularmente digno de mención que las larvas de *Solter* y de *Gepus* (dos de los géneros que se consideran aquí en Gepini) compartan un conjunto completo de caracteres que confirman una estrecha relación entre ellos: tubérculos oculares pequeños pero prominentes, parte dorsal de cápsula cefálica y pronoto cubierto con dolichasters, presencia de procesos setíferos torácicos prominentes, esternito abdominal VIII sin setas excavadoras y esternito abdominal IX equipado con rastrillos pequeños y no muy prominentes. Por el contrario, todas las larvas conocidas y descritas de la tribu Myrmecaelurini (pertenecientes a los géneros *Myrmecaelurus* Costa, 1855, *Aspoeckiana* Hölzel, 1969, *Nohoveus* Navás, 1912, *Isoleon* Esben-Petersen, 1930, *Lopezus* Navás, 1912 y *Nophis* Navás, 1912) difieren por sus tubérculos oculares sésiles, la parte dorsal de la cápsula cefálica y el pronoto cubierto con setas coniformes, los procesos setíferos torácicos sésiles y no prominentes, los esternitos abdominales VIII y IX cubiertos con robustas setas excavadoras y el esternito IX provisto con rastrillos grandes y fuertemente esclerificados (Simon, 1985; Krivokhatski, 1996, 2011; Devetak *et al.*, 2013; Badano y Pantaleoni, 2014; Badano *et al.*, 2014).

En cuanto al comportamiento depredador, Myrmecaelurini incluye tanto constructores de conos (*Myrmecaelurus*, *Aspoeckiana*, *Nohoveus*, *Isoleon*) como depredadores al acecho (*Lopezus*, *Nophis*); mientras en Gepini sólo existen depredadores al acecho como *Gepus* y *Solter* (Badano *et al.*, 2014). Futuros estudios adicionales en las larvas de las tribus Myrmecaelurini y Gepini parecen necesarios para evaluar las afinidades entre los miembros de estos grupos y la sistemática de ambas tribus. En este estudio sobre la morfología larvaria los datos apoyan el mantener ambas tribus independientes.

Las especies de la tribu Gepini presentes en Anatolia y Oriente Medio *Solter lederi* Navás, 1912 y *Gepus gibbosus* (Satar *et al.* 2014a, 2014b) han sido descritas utilizando SEM, aunque no se detalla la quetotaxia ni se realiza comparación con otras especies. Las imágenes no permiten reconocer el mismo tipo de quetotaxia que en *S. liber*, y la nomenclatura de algunas setas coniformes como ‘setas en forma de coma’ en *S. lederi* parece incorrecta por lo estudiado aquí. Además, como se ha comentado, la quetotaxia de la larva de *Solter* con grandes dolichaster y setas truncadas extraordinariamente ornamentados en su superficie en la zona dorsal, es semejante a la de larvas de la especie *Tricholeon relictus*, de la tribu Dendroleontini, indicando probablemente una estrecha relación entre ambos grupos.

El género *Solter* es inconfundible por sus alargadas y rectas mandíbulas, provistas de numerosas setas coniformes robustas y pseudodientes dispuestos entre los verdaderos dientes. Con respecto a la fauna ibérica, *S. liber* también es fácilmente reconocible, ya que ninguna otra larva de hormiga-león conocida de esa zona presenta el mismo conjunto de caracteres morfológicos.

Ecológicamente, *Solter* está asociado con paredes rocosas, habitando en agujeros y salientes rocosos: los rasgos morfológicos y de comportamiento de las larvas de

Solter son adaptaciones típicas de hormigas león habitantes de cuevas (otro rasgo que las asemejan a las larvas de *Tricholeon*).

La tribu Myrmecaelurini incluye larvas depredadoras que cazan esperando a sus presas al acecho y especies constructores de trampas de caída capaces de moverse hacia delante y hacia atrás, y muestran una variación considerable en los caracteres de sus larvas (igual que ocurre en sus adultos), por lo que las relaciones de este grupo con otras tribus estrechamente relacionadas (por ejemplo Nesoleontini) necesitan ser esclarecidas.

Las larvas de Myrmecaelurini, incluyendo como representante íbero-balear tan sólo a *Myrmecaelurus trigrammus*, presentan en común una serie de caracteres que definen a sus larvas, destacando una cabeza cefálica sin tubérculos oculares prominentes, las mandíbulas equipadas con tres dientes donde el diente medio es más largo que los otros y está más cerca del apical que del basal; palpos labiales con cuatro palpómeros articulados, siendo los palpómeros segundo al cuarto más largos que la anchura basal de la mandíbula; los espiráculos mesotorácicos son sésiles; el tórax y el abdomen con procesos setíferos sésiles; esternito abdominal VIII sin procesos odontoides, y normalmente equipado con setas excavadoras; y el esternito abdominal IX es más ancho que largo, con rastrillos muy prominentes.

En *M. trigrammus*, predominan en su superficie corporal las setas coniformes robustas intercaladas con setas filiformes y setas plumosas gruesas, largas y ramificadas, con ornamentación no muy acusada en la superficie de estas setas. Este tipo de quetotaxia, unida al penacho de largas setas filiformes presentes en la zona externa basal de la mandíbula y a las setas filiformes alargadas intercaladas con setas coniformes de las patas metatorácicas las asemejan notablemente a los taxones de la tribu Myrmeleontini. Sin lugar a dudas, ese tipo de quetotaxia es una adaptación al método de capturar presas basado en la construcción de trampas de caída, y el grupo de setas filiformes presentes en la zona externa de la mandíbula les ayuda a echar tierra a las presas para que caigan al fondo del embudo. Pese a ello, existen una serie de caracteres que diferencian notablemente a las larvas de ambas tribus, ya que como se ha indicado en Myrmecaelurini el diente medio es el más largo y está más cerca del diente apical que del basal, los palpos labiales son más largos que la anchura basal mandibular, en el esternito VIII no presentan procesos odontoides pero sí un grupo de setas excavadoras, y los rastrillos del extremo del segmento IX abdominal son muy prominentes. Por tanto, *Myrmecaelurus trigrammus* (junto al resto de larvas de Myrmecaelurini conocidas que fabrican trampas) y las especies de Myrmeleontini, a pesar de pertenecer a tribus diferentes, comparten una serie de características debidas a su particular modo de capturar a sus presas mediante sus famosas trampas.

También hay que indicar, que no sólo las tribus Myrmecaelurini y Myrmeleontini comparten una serie de caracteres entre ellas, sino también con Acanthaclisini. Las tres tribus presentan una combinación de caracteres comunes como son los tubérculos oculares sésiles, los espiráculos mesotorácicos no nacidos en tubérculo, el tórax con procesos setíferos sésiles, las patas meso- y metatorácicas con unas largas setas filiformes intercaladas con setas coniformes, y la ausencia de dolichaster y setas truncadas en toda la superficie de sus cuerpos. Todo ello indica una estrecha relación entre estas tribus, como ya se indicó en Badano y Pantaleoni (2014). Son caracteres que probablemente sean adaptativos a una vida sammófila. Entre

Myrmeleontini y Acanthaclisini se presenta como otro carácter común los palpos labiales más cortos que la anchura mandibular, algo que no se da en Myrmecaelurini.

Myrmeleontini, representada en la Península Ibérica y Baleares por los géneros *Myrmeleon* y *Euroleon* presentan como caracteres diagnósticos en sus fases larvarias una cápsula cefálica sin tubérculos oculares prominentes; mandíbulas equipadas con tres pares de dientes paralelos; el margen externo de la mandíbula provisto de un grupo de largas setas filiformes; setas coniformes y filiformes poco ornamentadas y setas plumosas gruesas y muy ramificadas en cabeza, tórax y abdomen; el diente apical es más largo que el diente medio; los palpos labiales comúnmente con cuatro palpómeros articulados (tres en la especie *M. bore* (Badano y Pantaleoni, 2014)) en los que los segmentos segundo al cuarto son claramente más cortos que la anchura basal de la mandíbula; los espiráculos mesotorácicos no nacen en tubérculo; los espiráculos abdominales son muy poco visibles; el tórax y el abdomen están equipados con procesos setíferos sésiles; las patas metatorácicas con una franja de setas filiformes intercaladas con algunas setas coniformes; el esternito abdominal VIII con procesos odontoides; y esternito abdominal IX con rastrillos y setas excavadoras en la zona ventral. Es destacable que incluso aunque entre algunas especies del género *Myrmeleon* existe variación en el patrón de la disposición de las setas excavadoras del esternito IX (Nicoli Aldini, 2007; Pantaleoni *et al.*, 2010; Badano y Pantaleoni, 2014, Badano *et al.*, 2016b), este patrón lo comparten las especies ibéricas *M. formicarius*, *M. gerlindae* y *M. hyalinus* con *E. nostras*.

Pese a que *Myrmeleon* y *Euroleon* han sido dos géneros ampliamente tratados en la bibliografía (Hagen, 1873; Schenck, 1877; Lucas y Stange, 1981; Dewitz, 1882; Redtenbacher, 1883, 1884; Brauer, 1853; Doflein, 1916; Eglin, 1939, 1940; Principi, 1943; Auber, 1956b; Friheden 1973; Steffan 1975; Willmann, 1977; Matsura 1987; Eisenbeis y Wichard, 1987; Gepp y Hölzel, 1989; Krivokhatsky, 1994, 2011; Nicoli Aldini, 2007; Lipovsek *et al.*, 2009; Pantaleoni *et al.*, 2009, 2010; Gepp, 2010; Devetak *et al.*, 2010b; Badano y Pantaleoni, 2014), siendo *Myrmeleon* el género mejor conocido del mundo en sus fases larvarias y *Euroleon nostras* una de las especies más estudiadas (Vallisneri, 1717, 1733; Réaumur, 1742; Rösel von Rosenhof, 1755; Hagen, 1873; Redtenbacher, 1883, 1884; Eglin, 1939, 1940; Principi, 1943; Friheden 1973; Steffan, 1975; Gepp y Hölzel, 1989; Gepp, 2010; Krivokhatsky, 1994, 2011), solamente en Badano y Pantaleoni (2014) se realizó una comparación entre las larvas de las especies de *Myrmeleon* y *Euroleon nostras* (única especie del género ibérica y europea). En dicho estudio, se observó la extremada semejanza que existe entre ellas; la única diferencia evidente se debía a la setación en el margen posterior del esternito VIII. En esta región aparecen setas coniformes robustas en el género *Myrmeleon*, siendo filiformes y estrechas en el género *Euroleon*, algo confirmado y detallado mediante microscopía electrónica en este trabajo. Este hecho da idea de la semejanza de las larvas dentro de la tribu Myrmeleontini.

En los trabajos con SEM donde se analizan las especies ibéricas *M. formicarius* y *E. nostras* (Eisenbeis y Wichard, 1987; Lipovsek *et al.*, 2009), la especie sardotunecina *M. mariaemathildae* (Pantaleoni *et al.*, 2010) y la especie arábiga *M. yemenicus* (Devetak *et al.*, 2010b), no se han realizado comparaciones de quetotaxia, y sólo se citan setas plumosas y excavadoras, aunque las imágenes que se aportaron coinciden con lo encontrado en este estudio. En Nicoli Aldini (2007) sí se comparan algunas setas del margen del labro entre las especie *M. bore* y *M. inconspicuus*, que al ser del mismo género y tan similares no son relevantes sistemáticamente.

La ecología de todas las especies de Myrmeleontini es muy similar, siendo todos constructores de trampas de caída, y difieren tan sólo en el hábitat donde se encuentra cada especie.

Myrmeleontini es una tribu perfectamente soportada mediante la morfología larvaria estudiada aquí.

La tribu Acanthaclisini es una tribu muy bien definida por la morfología de sus larvas. Está representada en este estudio con dos especies de géneros distintos: *Acanthaclisis occitanica* y *Synclisis baetica*. Como características comunes a todas las larvas de géneros conocidos de esta tribu se pueden destacar los tubérculos oculares prominentes en la cápsula cefálica; las mandíbulas equipadas desde uno a tres dientes; no presentan dolichaster; los palpos labiales con cuatro segmentos articulados, en los que los palpómeros segundo al cuarto son más cortos que la anchura basal de la mandíbula; los espiráculos mesotorácicos sésiles; tórax y abdomen poseen procesos setíferos sésiles; patas con una franja de setas filiformes; en el esternito abdominal VIII no existen procesos odontoides; y el esternito abdominal IX porta setas excavadoras, pero no presenta rastrillos (Stange y Miller, 1985, 1990; Stange, 2004). Las larvas no construyen trampas de caída, pero unos pocos géneros (Vella Navás, 1913, *Phanoclis* Banks, 1913) contienen especies cuyas larvas sólo se mueven hacia atrás (Stange y Miller, 1990), algo típico de Myrmeleontini. Stange y Miller (1985) indicaron como carácter tribal que el diente basal es menor que el distal cuando las especies de esta tribu poseen tres dientes, pero este hecho no se da en *A. occitanica*. Además, las dos especies ibéricas poseen caracteres comunes entre sí que no se dan en todos los géneros de la tribu, como que ambas poseen setas coniformes entre los dientes, y el clipeo-labro tiene una prolongación que permite su visualización en vista dorsal. Históricamente, las dos especies ibéricas han sido consideradas frecuentemente congéneres en *Acanthaclisis* (Aspöck *et al.*, 1980, 2001a), pero poseen caracteres morfológicos diferenciales importantes en sus fases larvarias que hicieron que en Stange y Miller (1985) y Stange (2004) se incluyera en el género *Synclisis* a *S. baetica*, pasando a ser definitivamente pertenecientes a géneros separados.

Como características morfológicas importantes que comparten, además de las setas coniformes, filiformes y plumosas, ambas especies poseen setas tubulares tanto en la región dorsal como ventral del abdomen. Este tipo de setas no había sido encontrado en ninguna especie estudiada mediante microscopía electrónica anteriormente (Eisenbeis y Wichard, 1987; Satar *et al.*, 2006, 2014a, 2014b; Nicoli Aldini, 2007; Lipovsek *et al.*, 2009; Cesaroni *et al.*, 2010; Pantaleoni *et al.*, 2010; Devetak *et al.*, 2010a, 2010b, 2013), ni en este trabajo han sido localizadas en ningún otro taxón. Podría representar un carácter único de la tribu Acanthaclisini, y confirmar su presencia en otros géneros no ibéricos de la tribu mediante estas técnicas podría dotar de gran valor sistemático a este carácter inédito hasta el momento.

Como características distintivas, en la larva de *A. occitanica*, la cabeza está densamente poblada en la región ventral con finas setas filiformes, algo que parece raro en esta tribu y que comparte con el género *Vella* (Hagen, 1873; 1887; Stange, 1980; Stange y Miller, 1985; Miller y Stange, 2011). Además, el margen anterior del labro presenta una prolongación redondeada; posee un gran engrosamiento mandibular a la altura del diente basal, el diente apical está en diferente ángulo que los demás; y aparecen unas setas excavadoras extremadamente robustas y del mismo grosor en toda su superficie: estas setas por su morfología son únicas y sólo se han encontrado en esta

especie hasta ahora. Estudios con SEM de otras especies del género y de la tribu deberán dilucidar si se trata de un carácter específico, genérico o tribal.

Por su parte, las larvas de *Synclisis baetica* presentan una cabeza ventralmente glabra excepto el tercio anterior; tienen la prolongación del clipeo-labro en forma bilobulada; y el extremo distal del abdomen es triangular y no redondeado ni puntiagudo. Este último carácter es importante para diferenciar este género del género *Syngenes* Kolbe, 1897 de esta misma tribu (Stange y Miller, 1985; Stange, 2004). Por último, las setas excavadoras que presentan son robustas y puntiagudas.

Las coloraciones de ambas especies también son llamativamente diferentes: *A. occitanica* tiene coloración oscura probablemente debido a habitar en zonas con vegetación abundante y rica en restos de materia orgánica; mientras que *S. baetica* tiene una coloración mayoritariamente amarillenta pálida similar al color de la arena de las dunas donde frecuentemente vive.

Además, ambos géneros tienen un comportamiento en sus estadios larvarios muy diferente en el modo de capturar a sus presas; *Acanthaclisis occitanica* espera al acecho a que su presa llegue para atraparla y la entierra, mientras que *Synclisis baetica* caza activamente desenterrándose y saliendo hacia su presa desplazándose hacia delante a gran velocidad en distancias cortas, y una vez capturada la entierra.

Cabe destacar el largo período de tiempo de desarrollo de estas dos especies, donde todavía se están criando ejemplares recolectados en el año 2013 en primer estadio de *Synclisis baetica*. Pasan al menos dos inviernos en tercer estadio, algo que no ocurre en el resto de especies estudiadas en las que se han criado ejemplares (no hay información para la tribu Palparini). Aunque New (1986) ya comentó que era posible que en las tribus donde las larvas son de gran tamaño, como Acanthaclisini, el tiempo de desarrollo fuera mayor al documentado para el resto de grupos (Steffan, 1971; Popov, 1984; New, 1986, 1989), períodos más largos de tres años de desarrollo solamente estaban documentados para la subfamilia australiana Stilbopteryginae, concretamente para la especie *Stilbopteryx linearis* Navás, 1911 (Riek, 1974; New, 1982a, 1986).

Las larvas de la tribu Nemoleontini son relativamente uniformes en su morfología general (Stange, 2004; Badano y Pantaleoni, 2014), pero se diferencian en algunas características, como la quetotaxia (Stange y Miller, 1990; Steffan 1975; Devetak *et al.*, 2010a; Cesaroni *et al.*, 2010; Gepp 2010; Acevedo *et al.*, 2013; Badano 2013). En la región geográfica donde se ha realizado el estudio, se han podido describir todos los géneros de la tribu presentes: *Nemoleon* (una especie, en base a la investigación realizada por el equipo de R. A. Pantaleoni), *Creoleon* (dos especies), *Macronemurus* (una especie), *Distoleon* (dos especies), *Neuroleon* (cuatro especies), *Megistopus* (una especie) y *Gymnocnemis* (una especie); y de las 13 especies presentes, tan sólo *Neuroleon distichus* se mantiene desconocida, y únicamente esa especie y *Nemoleon notatus* no han podido estudiarse en esta Tesis mediante SEM.

Algunos caracteres comunes son la cápsula cefálica con tubérculos oculares prominentes; dolichaster bien ornamentados en su superficie en la zona dorsal de cabeza, tórax y abdomen; dolichaster presentes también en la zona ventral de cabeza y palpos labiales; mandíbulas normalmente equipadas con tres dientes paralelos, con el diente apical al menos tan largo como el diente medio, frecuentemente más largo; palpos labiales casi siempre con cuatro segmentos articulados, con los palpómeros

segundo al cuarto más largos que la anchura basal de la mandíbula; los espiráculos mesotorácicos nacen en tubérculo; los procesos setíferos torácicos son pedunculados en el primer par; los procesos odontoides del esternito abdominal VIII están presentes; el segmento abdominal IX es más ancho que largo, con algunas setas excavadoras ventralmente y portando rastrillos equipados con setas excavadoras.

La larva del género *Nemoleon* es conocida tan sólo de un ejemplar recolectado en Italia de la especie *Nemoleon notatus*, también presente en la Península Ibérica e Islas Baleares. La única larva descubierta se encontraba enterrada bajo un saliente rocoso, y presenta la mandíbula ligeramente curvada hacia arriba, y unas setas y dolichaster escumiformes que las hacen completamente diferentes al resto del grupo (Badano y Pantaleoni, 2014). Por ello, sería necesario el conocimiento de nuevas larvas de especies de ese género para realizar su comparación con el resto de géneros de la tribu. Está asociada con ambientes áridos abiertos como sabanas, aunque en Europa esta hormiga-león raramente recolectada está citada principalmente de lugares áridos costeros.

En cuanto al género *Creoleon*, sus mandíbulas más cortas que la cápsula cefálica, y que el diente medio esté más cerca del basal que del diente apical son caracteres inconfundibles para identificarlas. Además de *C. lugdunensis* (Steffan, 1965, 1975; Badano y Pantaleoni, 2014) y *C. aegyptiacus* (descrita en esta Tesis por primera vez), se ha descrito la larva de la especie del Paleártico-Este *C. plumbeus* (Willmann, 1977; Krivokhatsky, 2011). Sin embargo, sus descripciones no son muy precisas, y no parecen adecuadas para compararlas con las especies ibero-baleáricas. Es destacable la enorme similitud en las larvas de este género, ya que incluso es difícil identificarlas mediante coloración, siendo en la mayoría de los casos necesario criarlas hasta la fase adulta. De hecho, Badano y Pantaleoni (com. Pers.) indican que *C. lugdunensis*, que es simpátrica en Cerdeña con su congénere *C. corsicus* (Hagen, 1860), presenta individuos (en fase adulta) caracterizados por un fenotipo intermedio entre las dos especies y plantean la posibilidad de una hibridación entre ellas, lo que sugiere que podría darse también en otras especies del género como las ibéricas, y justificaría la gran dificultad a la hora de identificar sus larvas. La necesidad de más estudios para aclarar la situación taxonómica de las especies del género es evidente.

Por su parte, las larvas de *Macronemurus appendiculatus*, muestran una serie de líneas paralelas de setas coniformes en el pronoto que las hacen ser claramente distintas de las demás especies. Sin embargo, parece necesario el descubrimiento de nuevas larvas de otras especies del género para confirmar si este carácter es genérico.

Las larvas de los géneros *Distoleon* y *Neuroleon* son muy similares entre sí, diferenciándose únicamente en que en el pronoto *Distoleon* presenta setas coniformes y dolichaster, y el género *Neuroleon* solamente dolichaster, y que las setas excavadoras de los rastrillos del extremo abdominal son similares en tamaño en *Distoleon*, y en *Neuroleon* la seta interna es menos de la mitad de tamaño que el resto. También la coloración en ejemplares frescos es identificativa. Los estudios en microscopía electrónica realizados anteriormente a este trabajo para las especies *Distoleon tetragrammicus* (Satar *et al.*, 2006) y *Neuroleon microstenus* (Lipovsek *et al.*, 2009; Devetak *et al.*, 2010a) no aportan información sobre la quetotaxia más allá de diferenciar los dolichaster, las setas plumosas y las setas excavadoras, y no dan información comparativa. Las especies ibéricas de *Distoleon* se diferencian entre sí únicamente en la coloración, y lo mismo sucede entre las larvas de las especies de

Neuroleon. Esto da idea de la validez sistemática y taxonómica de estos géneros, bien establecidos, y obliga a que los ejemplares estén frescos o bien conservados para su identificación.

Las larvas de los géneros *Megistopus* y *Gymnocnemia* también muestran una gran semejanza entre ellas. La larva de *Megistopus flavicornis* es la única ibero-baleática de su género, y sus enormes espiráculos abdominales tan protuberantes la hacen completamente inconfundible (Steffan, 1965; Cesaroni *et al.*, 2010), aunque la especie europea *M. lucasi* no los presenta del mismo modo, por lo que no puede ser considerado un carácter genérico (Badano y Pantaleoni, 2014). El tipo de quetotaxia también es similar en ambos géneros, algo ya señalado en Cesaroni *et al.* (2010) para las setas cefálicas; aunque difieren en la quetotaxia de la zona dorsal del tórax, donde en *Megistopus* no aparecen setas truncadas y en *Gymnocnemia* sí. Otra diferencia son las largas mandíbulas y los pseudodientes de *Gymnocnemia* que no se dan en *Megistopus*. Es evidente que ambos géneros son muy próximos (Cesaroni *et al.*, 2010; Badano y Pantaleoni, 2014).

Las larvas de Nemoleontini muestran una considerable plasticidad ecológica y sus larvas parecen ser potencialmente localizables en cualquier lugar donde exista sustrato fino y seco adecuado para excavar. Sus métodos de caza también son uniformes en todos los géneros estudiados: son depredadores al acecho que se mantienen enterrados esperando a sus presas, a veces asomando por encima del sustrato las mandíbulas. Todas son capaces de andar hacia delante y hacia atrás.

La tribu Nemoleontini es extremadamente numerosa, y su estatus ha sido puesto en duda en algunas ocasiones, sugiriendo que pudiera ser una tribu polifilética (Mansell, 1999). A pesar de que la morfología general de sus larvas es relativamente similar, hay algunos caracteres como el tipo de quetotaxia encontrado en *Nemoleon* o las mandíbulas tan diferentes en los géneros *Creoleon* o *Gymnocnemia* respecto al resto, que obligan a realizar una investigación profunda en este grupo para esclarecer su sistemática, con un estudio detallado de sus larvas apoyado por la morfología de adultos y datos moleculares. Con los datos obtenidos durante esta Tesis para las larvas estudiadas, parece lógico pensar que efectivamente puede ser un grupo polifilético.

CAPÍTULO 4. SENSILAS Y OTRAS ESTRUCTURAS TEGUMENTARIAS EN LAS LARVAS.

4.1. Antecedentes y comentarios previos.

Como complemento al estudio de morfología externa mediante microscopía electrónica, además de todas las setas incluidas en las descripciones de las larvas de cada especie (ver capítulos 1 y 3), y que cumplen una función mecano-sensorial (aparte de otras funciones), se han estudiado otros tipos de sensilas y estructuras cuticulares sensoriales que presentan las larvas de Myrmeleontidae, y que sólo pueden visualizarse mediante SEM. A pesar de formar parte de la morfología externa, se ha decidido crear un capítulo independiente para este tipo de estructuras tegumentarias puesto que no han sido utilizadas para las descripciones y diferenciaciones de los estadios larvarios.

De las especies de Myrmeleontidae cuyas larvas han sido estudiadas mediante SEM (ver capítulo 3), se han citado sensilas para *Distoleon tetragrammicus* (Satar *et al.*, 2006), *Neuroleon microstenus* (McLachlan, 1898) (Lipovsek *et al.* 2009; Devetak *et al.* 2010a), *Mymeceleurus trigrammus* (Devetak *et al.*, 2013), *Solter ledereri* Navás, 1912 (Satar *et al.*, 2014a), *Gepus gibbosus* Hölzel, 1968 (Satar *et al.* 2014b), *Myrmeleon formicarius* (Eisenbeis y Wichard, 1987; Lipovsek *et al.*, 2009), *M. yemenicus* Hölzel, 2002 (Devetak *et al.*, 2010b), y *Euroleon nostras* (Lipovsek *et al.*, 2009). En la mayoría de estos trabajos, tan sólo se citan algunas de las sensilas presentes, aunque hay que destacar el trabajo de Devetak *et al.* (2013), donde se detallan algunas de estas estructuras sensoriales para *Myrmecaelurus trigrammus*.

En este capítulo, se aportan las sensilas y otro tipo de estructuras tegumentarias que han sido identificadas en las especies estudiadas mediante SEM (ver II. Material y Métodos, tabla I).

4.2. Sensilas.

Se exponen a continuación los tipos de sensilas encontrados y su función. Posteriormente se indica el lugar del cuerpo de las larvas donde se localizan y el número y forma; no serán descritas y comentadas para cada especie por ser comunes a todas, aunque se aportan las excepciones observadas en especies concretas. Para los tipos de sensilas, se sigue a Zarachuk (1985).

4.2.1. Tipos de sensilas observados y función.

- Sensilas celocónicas: estructuras que consisten en un orificio con una pequeña seta en su interior, cuyo extremo suele ser visible (Fig. 4.1-F). Función termo-, hidro- o quimiorreceptora.

- Sensilas basicónicas: en estas larvas, estas estructuras constan de setas claviformes o de forma cónica (Fig. 4.1-C). Normalmente aparecen agrupados en

número variable, observándose juntas varias sensilas de este tipo, y rara vez se encuentra una sola aislada. Función probablemente olfativa.

- Sensilas campaniformes: depresión cuticular en cuyo fondo se encuentra una ampolla o poro que no suele ser visible, por lo que normalmente se identifican como orificios cuticulares, aunque en estas larvas en ocasiones se observa la ampolla sobresaliendo ligeramente en la superficie (Fig. 4.1-E). Función tango/mecanorreceptora.

- Sensilas tricoideas: similar a una pequeña seta, larga y recta; se incluyen aquí todas las sensilas encontradas de tipo ‘tricoides’, debido a que la distinción entre sensilas quéticas y sensilas tricoideas está basada únicamente en la anchura de la zona de inserción (Zacharuk, 1985; Pérez González y Zaballos, 2013), siendo su morfología muy similar. Por tanto, se trata a este tipo de órgano sensorial como ‘sensilas tricoideas’ *sensu lato* (Fig. 4.1-A, Fig. 4.1-B). Sin embargo, se distinguen sensilas tricoideas tipo I, que son cortas y relativamente robustas, típicamente presentes en las patas entre las uñas tarsales de estas larvas; y sensilas tricoideas tipo II, más alargadas y estrechas. Su función probablemente es tango/mecanorreceptora, y quimiorreceptores de contacto.

- Sensilas placoideas: estructura en forma de escama o plato situada levemente por encima de la superficie cuticular en estas larvas (Fig. 4.1-D). Función probablemente quimiorreceptora.

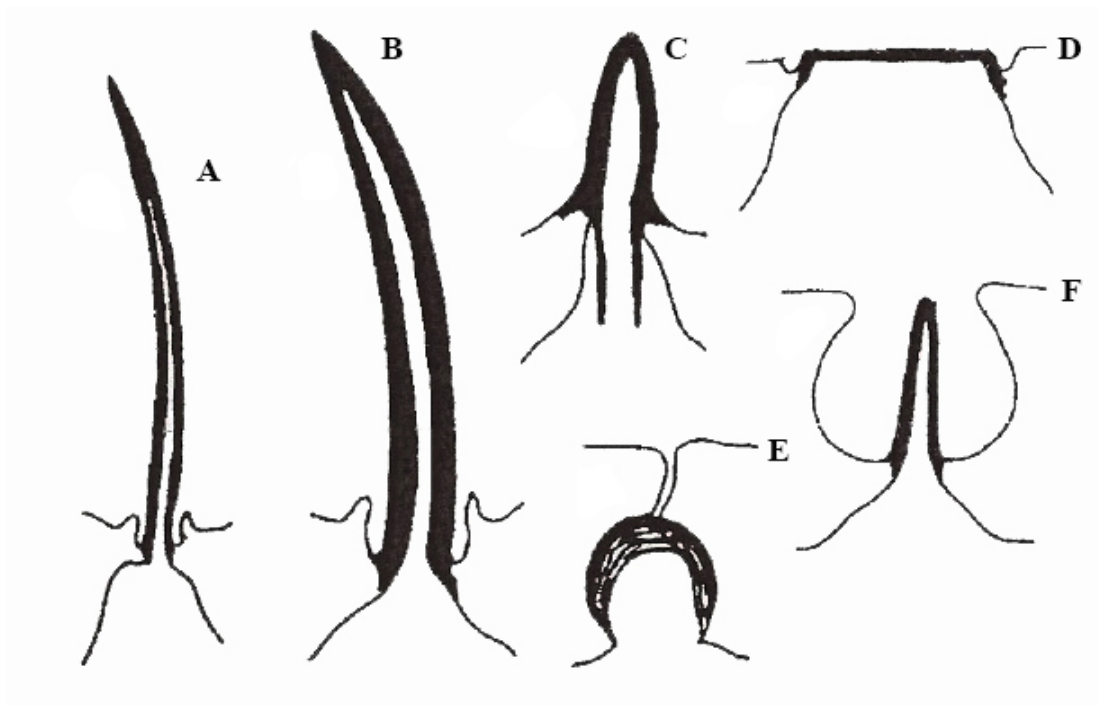


Figura 4.1. Tipos de sensilas según Zacharuk (1985). A: sensila tricoidea; B: sensila chaetica; C: sensila basiconica; D: sensila placoidea; E: sensila campaniforme; F: sensila celocónica. Adaptado de Zacharuk, 1985.

4.2.2. Localización de las sensilas en las larvas.

Se detallan, por orden según la región del cuerpo donde aparezcan, las sensilas y estructuras sensoriales que se han observado en este estudio.

Existen sensilas celocónicas en gran densidad a lo largo de toda la superficie mandibular y los dientes, y su distribución en esta zona es más o menos uniforme (Figs. 4.2-A, 4.2-B, 4.2-C, 4.2-D). Hacia la zona basal de la mandíbula, también se ha podido observar la presencia de algunas sensilas campaniformes (Figs. 4.2-E, 4.2-F).

En la zona dorsal de la inserción mandibular, aparece un conjunto de setas plumosas muy gruesas, y mucho más robustas que las del resto del cuerpo de estas larvas, rodeando a una superficie granular (Figs. 4.2-E, 4.2-F, 4.3-A, 4.3-B). Dicha superficie parece estar compuesta sensilas placoideas (Figs. 4.2-E, 4.2-F, 4.3-B). Aparecen estas sensilas, además de en esta región, en la zona de inserción mandibular lateral interior (Figs. 4.3-F, 4.4-A). Las setas plumosas aquí localizadas son similares en todas las especies del presente trabajo (Figs. 4.3-F, 4.4-A).

Por otro lado, en la parte lateral de la zona de inserción mandibular, externamente, existe una región con textura porosa rodeada por el mismo tipo de setas plumosas gruesas que en la zona anteriormente citada, presentando numerosos poros de gran tamaño (Figs. 4.3-D, 4.3-E, 4.3-F, 4.4-A, 4.4-B, 4.4-C). Por el lugar donde se encuentran y el tipo de setas que lo rodean, se considera que también cumple una función sensorial, siendo probablemente receptores de tipo químico, y el tipo de quetotaxia que rodea esta zona parece, además, contribuir a la protección de esta estructura.

También en la región ventral de la cabeza, cerca de las mandíbulas, en el mento y el cardo existen sensilas placoideas, hecho nunca citado en estos animales (Figs. 4.3-C, 4.3-F).

Se han observado tres sensilas basicónicas en el extremo de las antenas (una claviforme y dos cónicas) (Figs. 4.4-D, 4.4-E, 4.4-F). Se ha encontrado en todas las especies estudiadas tanto este tipo de sensilas, como en ese número (Fig. 4.2-E, 4.3-A, 4.3-E, 4.4-A, 4.4-D, 4.4-E, 4.4-F). En la especie *Synclisis baetica*, se ha observado un sensila campaniforme rodeando la zona donde aparecen sensilas basicónicas, pero únicamente se ha podido encontrar en dicha especie (Fig. 4.4-F).

En los palpos labiales aparecen numerosas sensilas basicónicas agrupadas: un grupo en la zona media o subterminal, y otro en el ápice (Figs. 4.2-E, 4.3-A, 4.3-C, 4.3-D, 4.3-E, 4.3-F, 4.4-A, 4.5). El número de sensilas que presentan es alto en ambas agrupaciones, y la posición media o subterminal varía mínimamente según especies. Estas sensilas, en la región media o subterminal, suelen aparecer en una depresión cuticular en forma de cráter (Figs. 4.2-E, 4.3-A, 4.3-C, 4.3-D, 4.3-E, 4.3-F, 4.4-A, 4.5-A, 4.5-B); y también las del extremo del palpo labial en la especie *Solter liber* (Fig. 4.5-D), aunque en el resto de especies no aparecen en depresión cuticular las que se encuentran en el ápice (Figs. 4.5-C, 4.5-E, 4.5-F).

En el tórax, en la región dorsal del pronoto, existe una textura granular, tal como se ha definido en anteriores estudios (Satar *et al.*, 2006, 2014a; Devetak *et al.*, 2010a, b). En esta Tesis se considera que podrían tratarse en realidad de sensilas placoideas: todas las especies estudiadas mediante microscopía electrónica poseen este tipo de textura en la misma región (Figs. 4.6-A, 4.6-B).

Entre las dos uñas del tarso de cada par de patas, aparecen dos sensilas tricoideas tipo I (Figs. 4.6-C, 4.6-E, 4.6-F, 4.7-A). El tamaño de estas sensilas situadas entre las uñas tarsales es similar en todas las especies exceptuando en *Tricholeon relictus*,

donde en el par de patas metatorácicas estas sensilas son de gran tamaño, algo nunca encontrado hasta la fecha en esta región en estudios con estas larvas (Fig. 4.6-D). Por ello, se han considerado como sensilas tricoideas tipo II. Futuros estudios de otras especies de este género y/o esta tribu son necesarios para saber si es un carácter específico, genérico, o tribal. Por otra parte, en prácticamente todas las especies se ha observado que cerca de las uñas aparecen varias sensilas tricoideas tipo II, y se han observado algunas sensilas campaniformes en la zona cercana al extremo de las patas (Figs. 4.6-C, 4.6-D, 4.6-E, 4.7-A).

En especies que poseen procesos odontoides en el esternito abdominal VIII, existen sensilas campaniformes en el ápice de estas estructuras (Figs. 4.7-B, 4.7-C). Hasta ahora no se habían encontrado sensilas en estas estructuras en anteriores estudios. También en la región ventral del segmento abdominal IX y en las rastrillos se han localizado algunas sensilas celocónicas y sensilas campaniformes (Figs. 4.7-B, 4.7-E, 4.7-F, 4.8-A).

Algunos ejemplares, al ser metalizados para su estudio en SEM, mostraban evaginado el segmento abdominal X, haciendo posible su visualización (Figs. 4.7-D, 4.8). En dicha región, aparecen varios tipos de sensilas. Las sensilas celocónicas son las más frecuentes, situándose varias de ellas a lo largo de la superficie de este segmento de forma regular (Figs. 4.7-D, 4.8-C, 4.8-D, 4.8-E), y mostrando una seta de mayor tamaño que las encontradas en la región mandibular y en otras zonas del cuerpo (Fig. 4.8-E). Se han observado también en esta región sensilas basicónicas aisladas en las especies *Macronemurus appendiculatus* y *Synclisis baetica* (Figs. 4.8-E, 4.8-F). Cada sensila de este tipo se encuentra aislada, a diferencia del resto de sensilas de este tipo presentes en estas larvas en antenas y palpos labiales que aparecen agrupados. Por último, las sensilas campaniformes están presentes, y situadas subterminalmente (Figs. 4.8-D, 4.8-F), en número más reducido que las sensilas celocónicas.

4.3. Otras estructuras tegumentarias

Existe un tipo de superficie dentada en la zona interior de las mandíbulas, y aunque se desconoce su posible función, al estar en contacto directo con las maxilas, probablemente sirva para mantener unidas las mandíbulas con las maxilas (Figs. 4.9-A, 4.9-B).

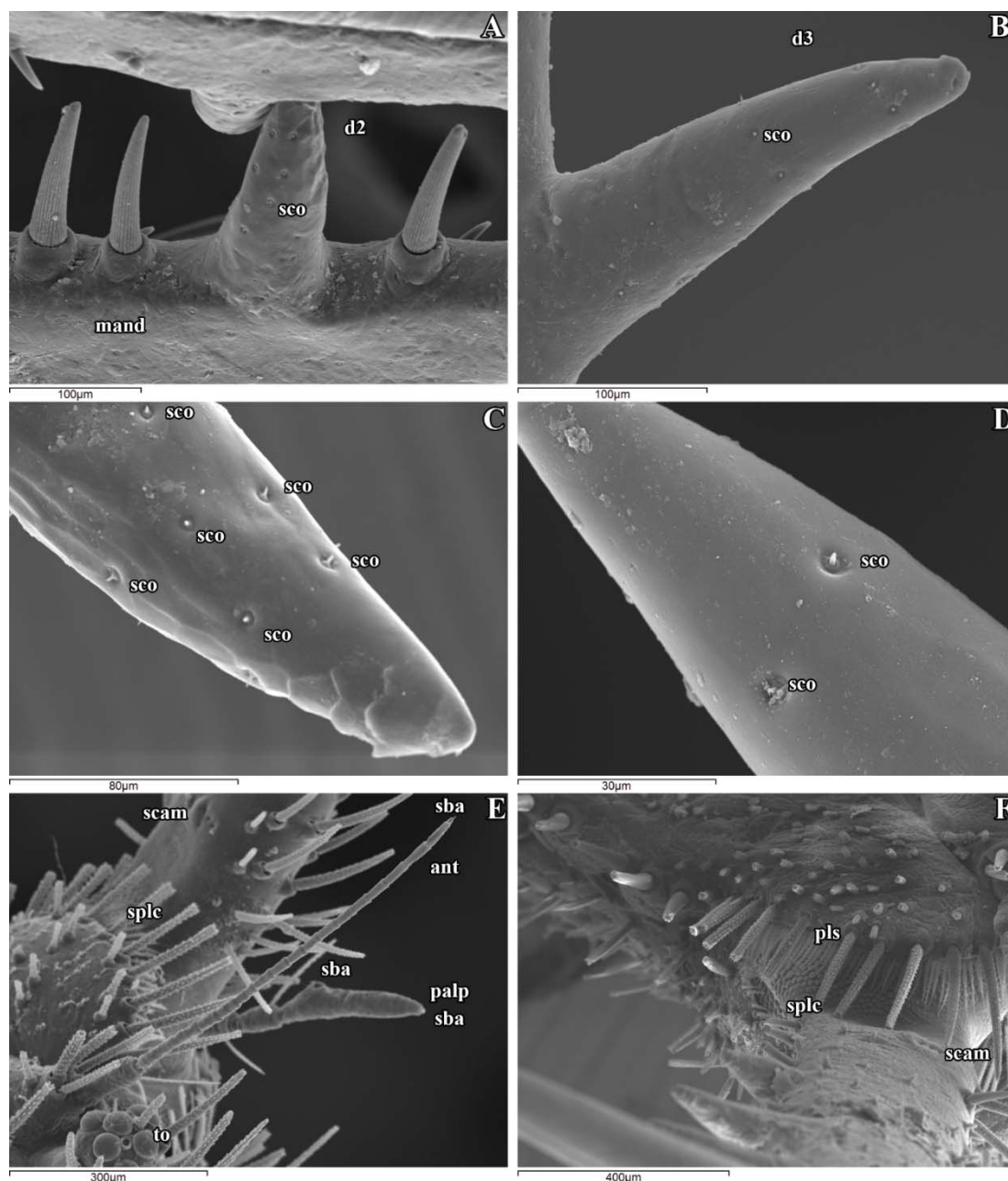


Figura 4.2. Imágenes en SEM del 3er estadio larvario de diferentes especies de Myrmeleontidae. A: detalle de la zona media de las mandíbulas de *Myrmecaelurus trigrammus*, vista ventral; B: tercer diente mandibular de *Tricholeon relictus*, vista dorsal; C: primer diente de las mandíbulas de *Distoleon tetragrammicus*, vista latero-dorsal; D: segundo diente mandibular de *Euroleon nostras*, vista dorsal; E: zona de inserción de las mandíbulas, antenas y tubérculo ocular de *Tricholeon relictus*, vista latero-dorsal; F: zona de inserción de las mandíbulas de *Distoleon tetragrammicus*, vista antero-dorsal. Abreviaturas: ant: antena; d2, d3: dientes mandibulares 2 y 3; mand: mandíbulas; palp: palpo labial; pls: setas plumosas; sba: sensila basicónica; scam: sensila campaniforme; sco: sensila celocónica; splc: sensila placoidea; to: tubérculo ocular.

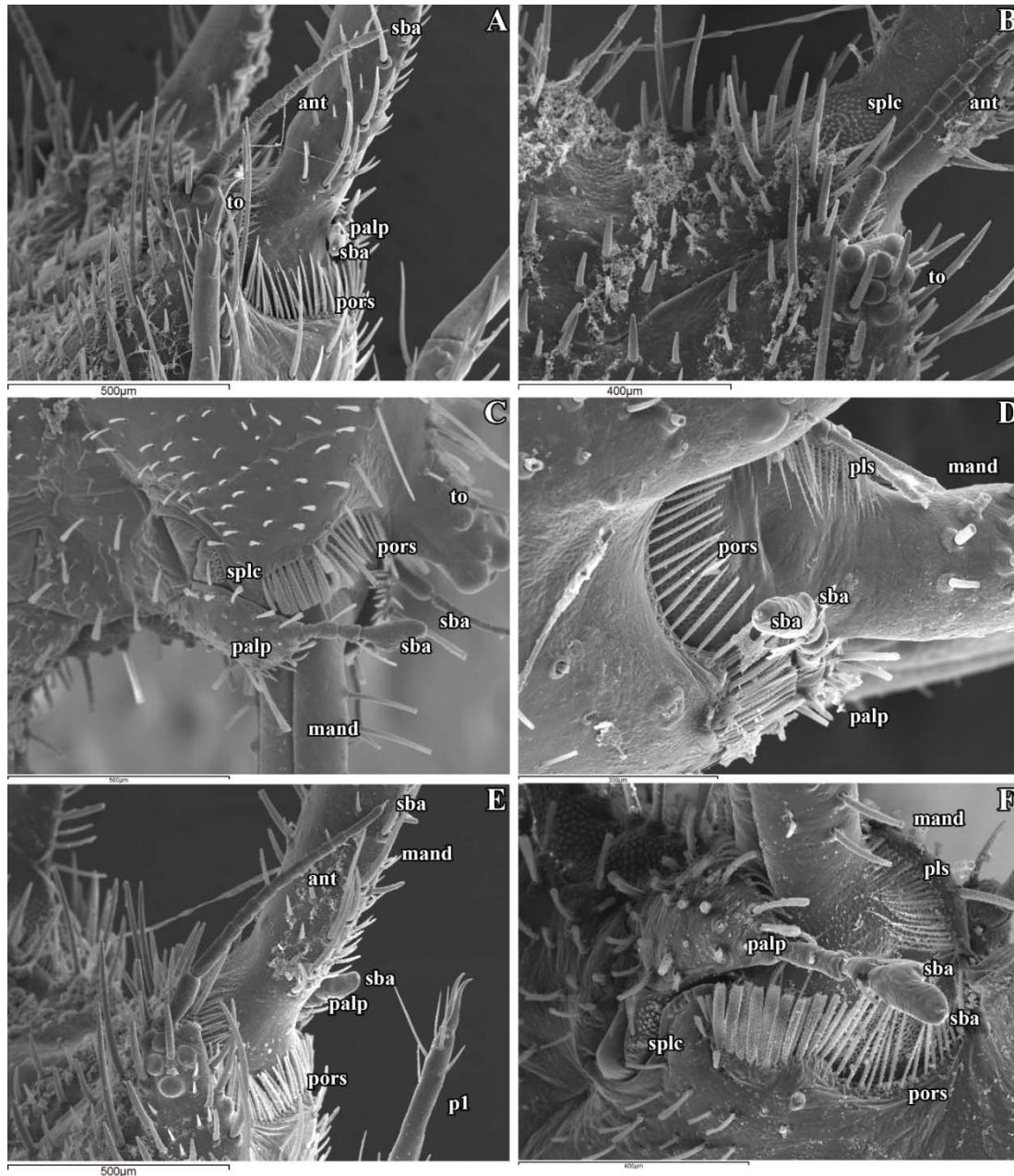


Figura 4.3. Imágenes en SEM del 3er estadio larvario de diferentes especies de Myrmeleontidae. A: zona de inserción de las mandíbulas, antena y tubérculo ocular de *Euroleon nostras*, vista lateral; B: zona de inserción de las mandíbulas, antena y tubérculo ocular de *Myrmeleon hyalinus*, vista latero-dorsal; C: zona anterior de la cabeza, con clipeo-labro, inserción de las mandíbulas y maxilas y palpo labial de *Gymnocnemis variegata*, vista ventral; D: zona de inserción de las mandíbulas y palpo labial de *Creoleon aegyptiacus*, vista lateral; E: zona de inserción de las mandíbulas, antena y tubérculo ocular de *Myrmeleon gerlindae*, vista latero-dorsal; F: zona anterior de la cabeza, con inserción de las mandíbulas y maxilas y palpo labial de *Megistopus flavicornis*, vista latero-ventral. Abreviaturas: ant: antena; mand: mandíbulas; p1: pata protorácica; palp: palpo labial; pors: región porosa; pls: setas plumosas; sba: sensila basicónica; splc: sensila placoidea; to: tubérculo.

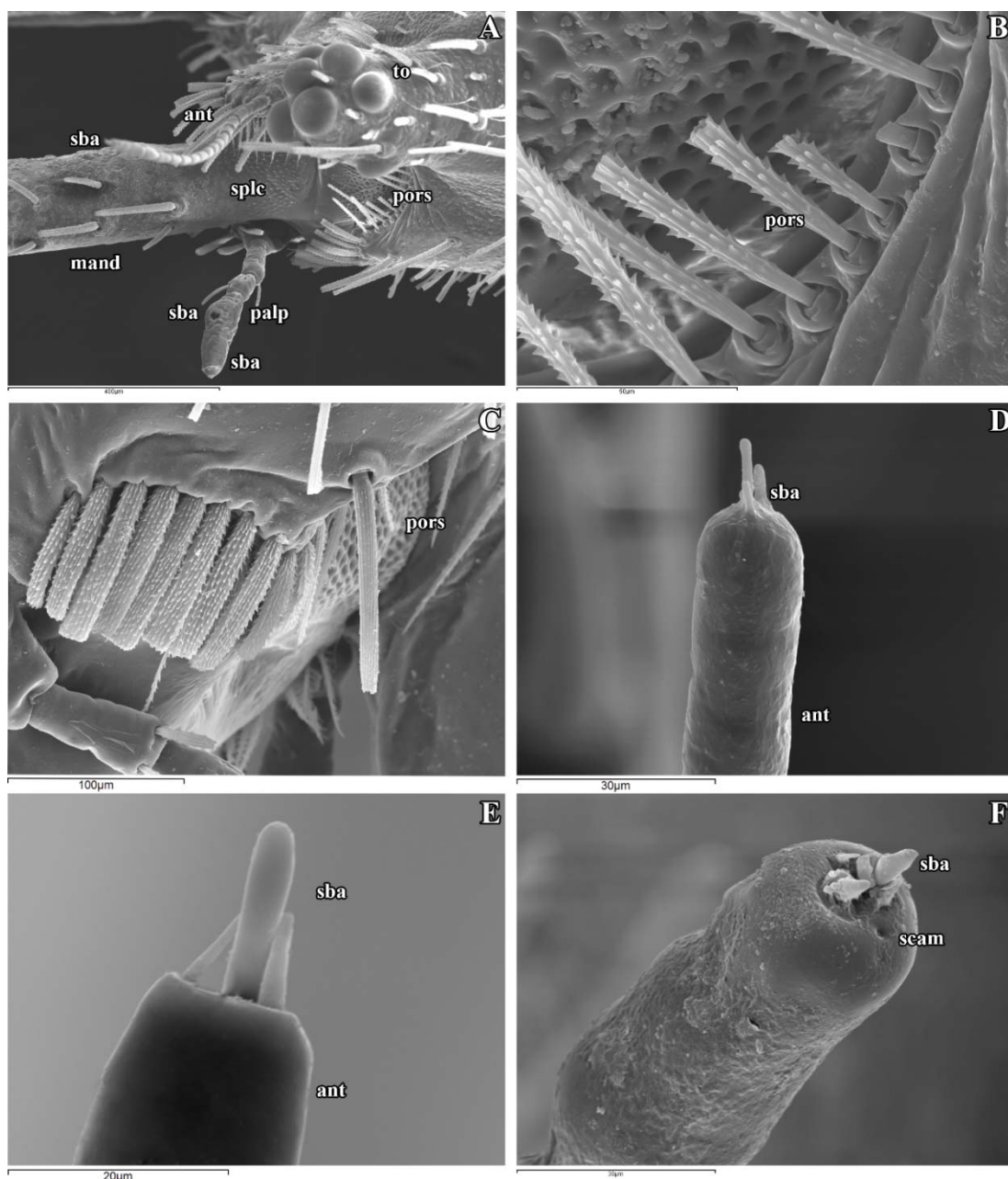


Figura 4.4. Imágenes en SEM del 3er estadio larvario de diferentes especies de Myrmeleontidae. A: zona de inserción de las mandíbulas, antena y tubérculo ocular de *Megistopus flavicornis*, vista lateral; B: detalle de la región porosa situada en la zona lateral de la inserción mandibular de *Megistopus flavicornis*, vista lateral; C: detalle de la región porosa situada en la zona lateral de la inserción mandibular de *Neuroleon ocreatus*, vista latero-ventral; D: detalle del extremo de la antena de *Neuroleon ocreatus*; E: detalle del extremo de la antena de *Myrmecaelurus trigrammus*; F: detalle del extremo de la antena de *Synclisis baetica*. Abreviaturas: ant: antena; mand: mandíbulas; palp: palpo labial; pors: región porosa; sba: sensila basicónica; scam: sensila campaniforme; splc: sensila placoidea; to: tubérculo ocular.

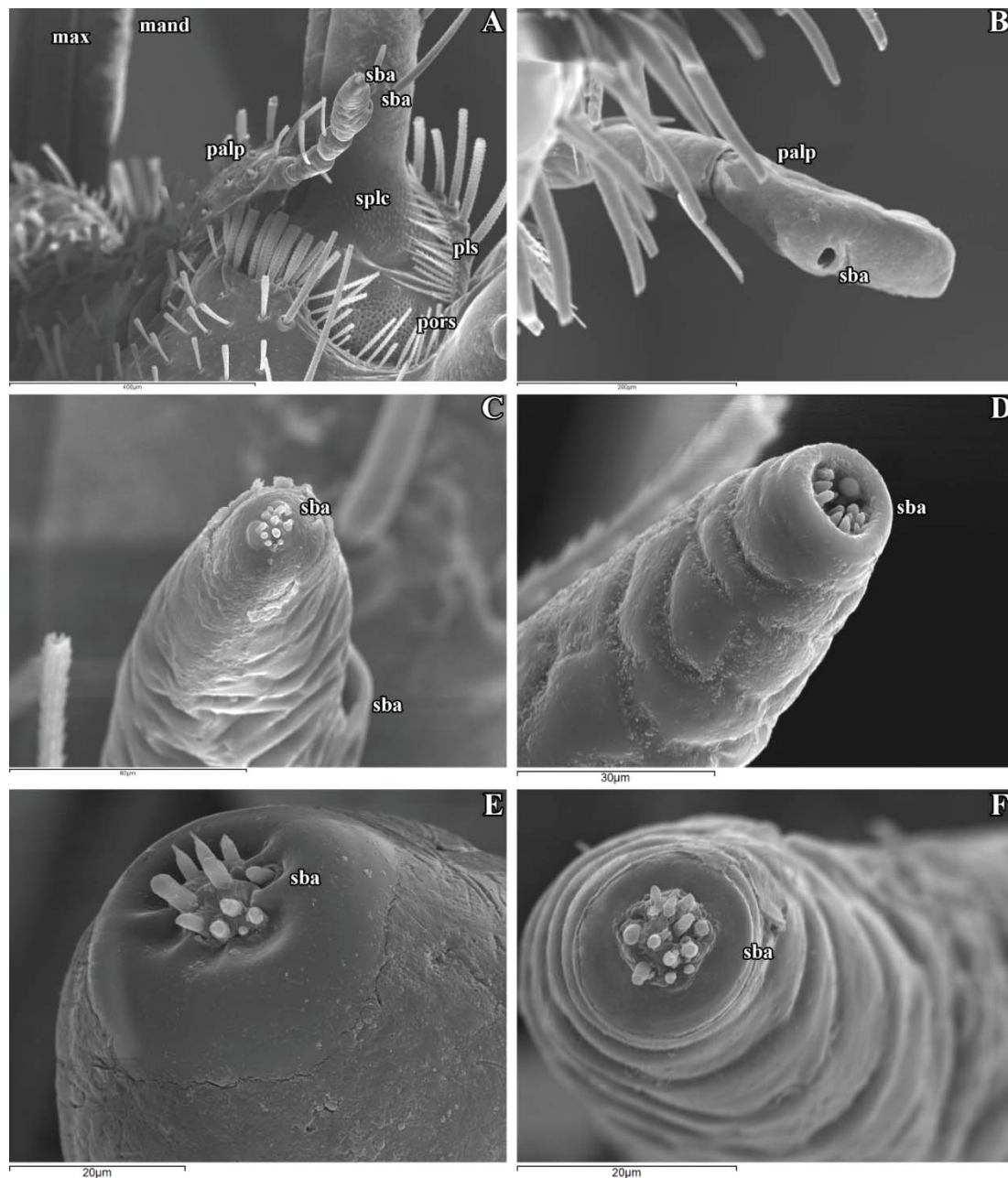


Figura 4.5. Imágenes en SEM del 3er estadio larvario de diferentes especies de Myrmeleontidae. A: zona anterior de la cabeza, con clipeo-labro, inserción de las mandíbulas y maxilas y palpo labial de *Megistopus flavicornis*, vista latero-ventral; B: últimos dos palpómeros del palpo labial de *Acanthaclisis occitanica* vista dorsal; C: detalle del extremo del palpo labial de *Megistopus flavicornis*; D: detalle del extremo del palpo labial de *Solter liber*; E: detalle del extremo del palpo labial de *Acanthaclisis occitanica*; F: detalle del extremo del palpo labial de *Tricholeon relictus*. Abreviaturas: mand: mandíbulas; max: maxila; palp: palpo labial; pors: región porosa; pls: setas plumosas; sba: sensila basicónica; splc: sensila placoidea.

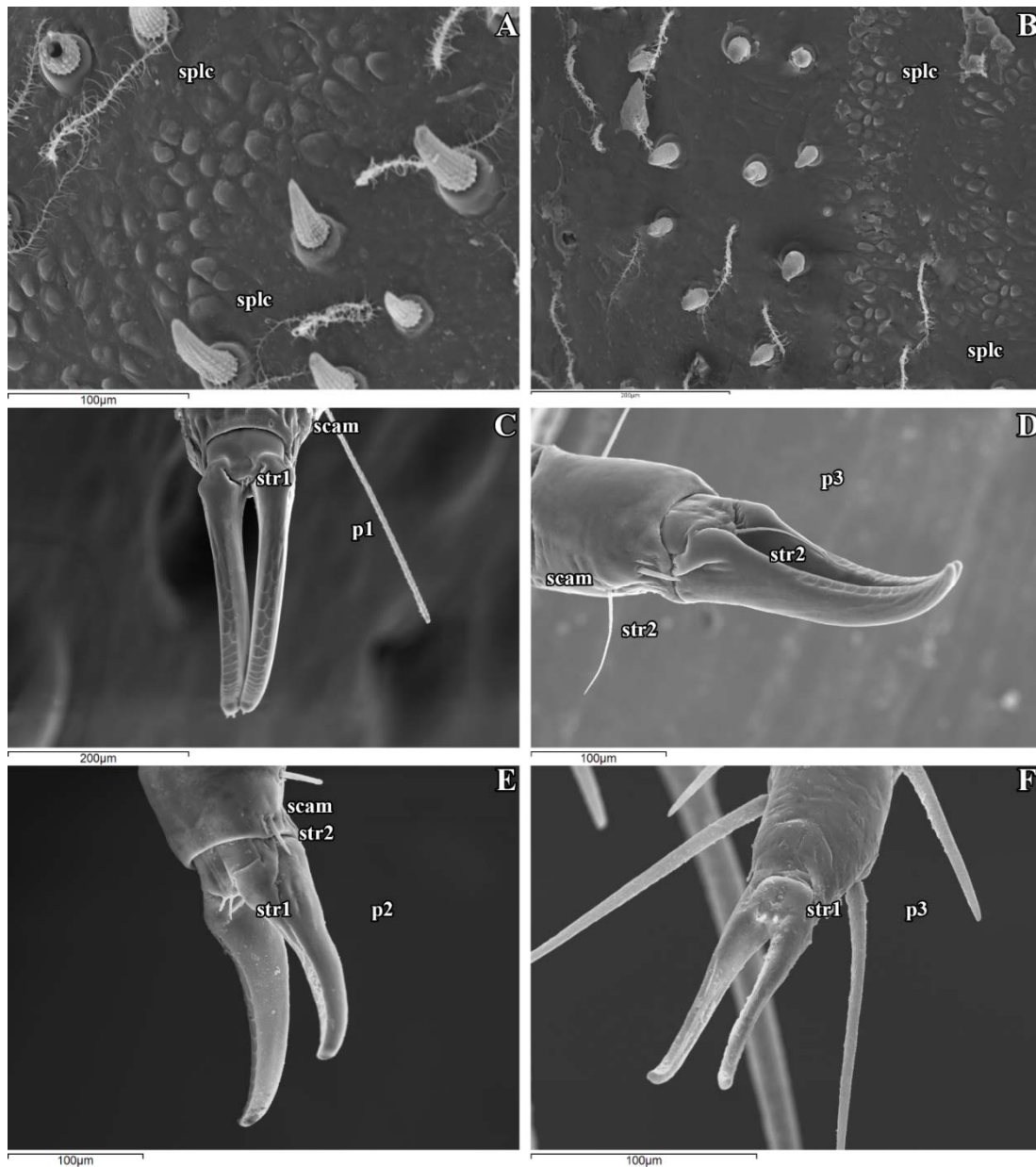


Figura 4.6. Imágenes en SEM del 3er estadio larvario de diferentes especies de Myrmeleontidae. A: detalle del pronoto de *Myrmecaelurus trigrammus*, vista dorsal; B: detalle del pronoto de *Acanthaclisis occitanica*, vista dorsal; C: extremo de la pata protorácica de *Solter liber*, vista ventral; D: extremo de la pata metatorácica de *Tricholeon relictus*, vista latero-ventral; E: extremo de la pata mesotorácica de *Neuroleon egenus*, vista lateral; F: extremo de la pata metatorácica de *Myrmeleon gerlindae*, vista ventral. Abreviaturas: p1: pata protorácica; p2: pata mesotorácica; p3: para metatorácica; scam: sensila campaniforme; splc: sensila placoidea; str1: sensila tricoidea tipo I; str2: sensila tricoidea tipo II.

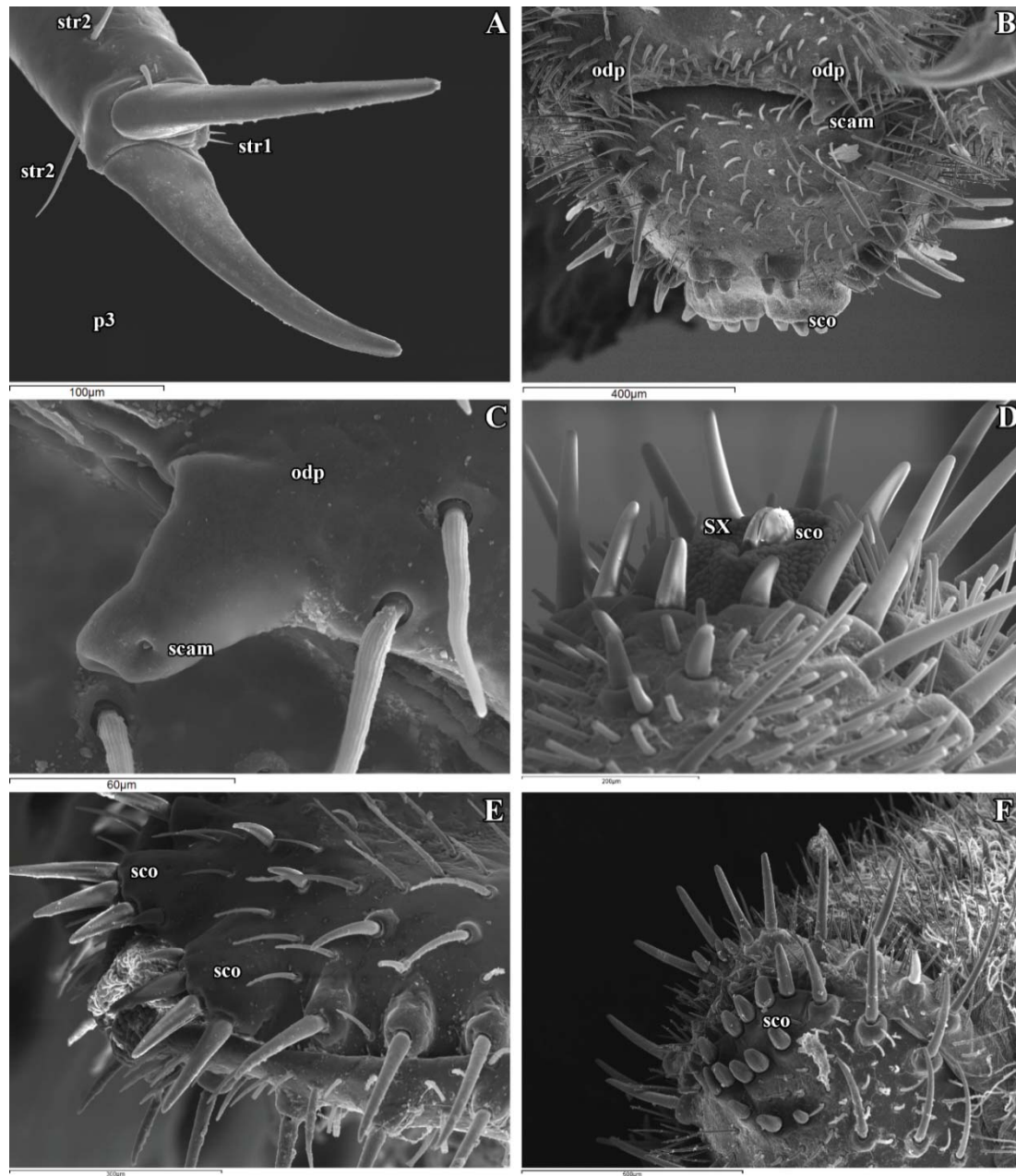


Figura 4.7. Imágenes en SEM del 3er estadio larvario de diferentes especies de Myrmeleontidae. A: extremo de la pata metatorácica de *Neuroleon arenarius*, vista ventral; B: últimos segmentos abdominales de *Myrmeleon formicarius*, vista ventral; C: detalle del proceso odontoide de *Neuroleon egenus*, vista ventral; D: extremo abdominal de *Synclisis baetica*, vista ventral; E: extremo abdominal de *Megistopus flavicornis*, vista latero-ventral; F: extremo abdominal de *Myrmeleon inconspicuus*, vista latero-ventral. Abreviaturas: odp: proceso odontoide; p3: para metatorácica; scam: sensila campaniforme; sco: sensila celocónica; str1: sensila tricoidea tipo I; str2: sensila tricoidea tipo II; SX: segmento abdominal X.

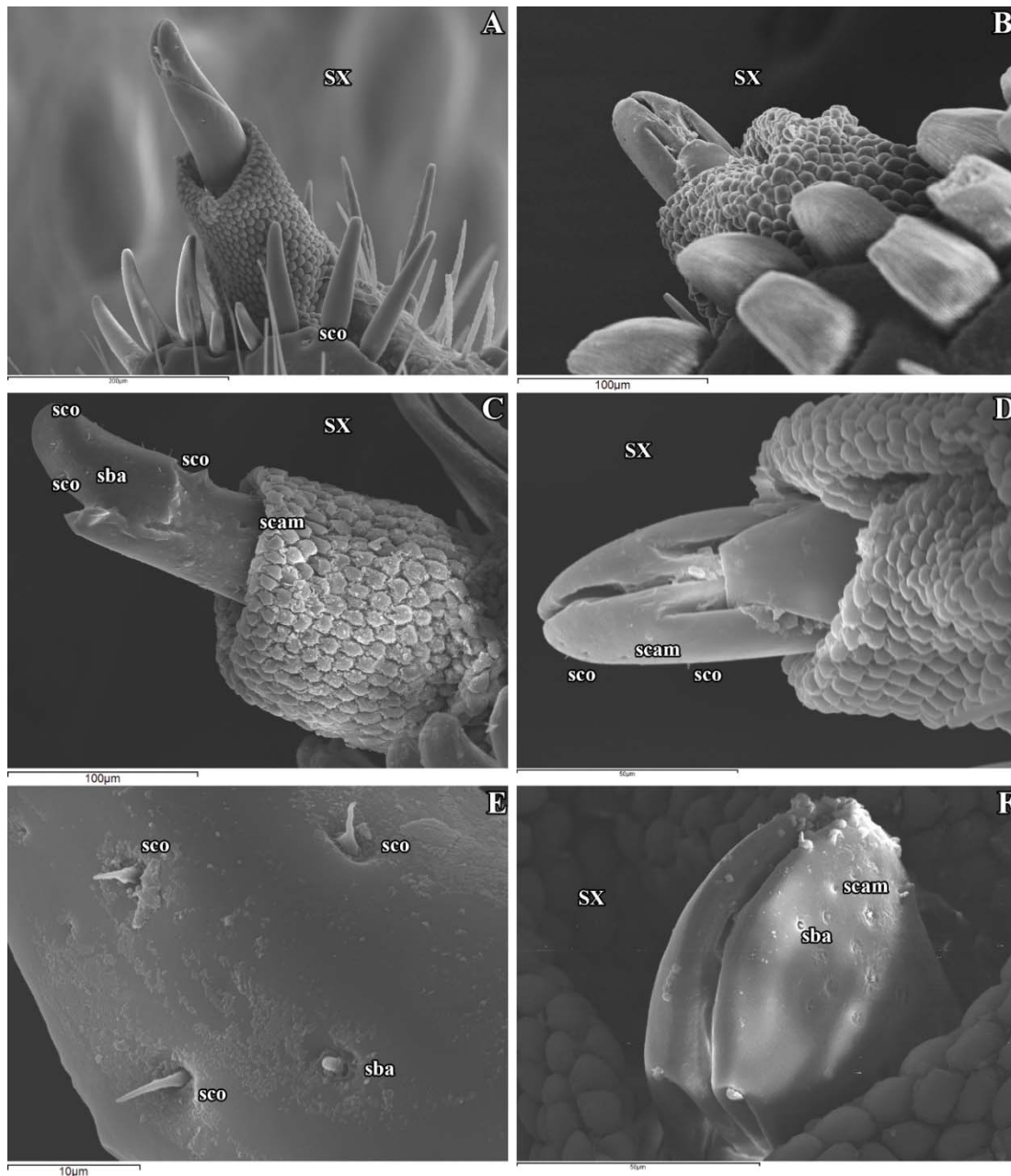


Figura 4.8. Imágenes en SEM del 3er estadio larvario de diferentes especies de Myrmeleontidae. A: segmento abdominal X de *Gymnocnemia variegata*, vista latero-ventral; B: segmento abdominal X de *Myrmeleon inconspicuus*, vista latero-ventral; C: segmento abdominal X de *Macronemurus appendiculatus*, vista lateral; D: detalle del segmento abdominal X de *Myrmeleon inconspicuus*; E: detalle del segmento abdominal X de *Macronemurus appendiculatus*, vista lateral; F: segmento abdominal X de *Synclisis baetica*, vista latero-ventral. Abreviaturas: sba: sensilla basicónica; scam: sensilla campaniforme; sco: sensilla celocónica; SX: segmento abdominal X.

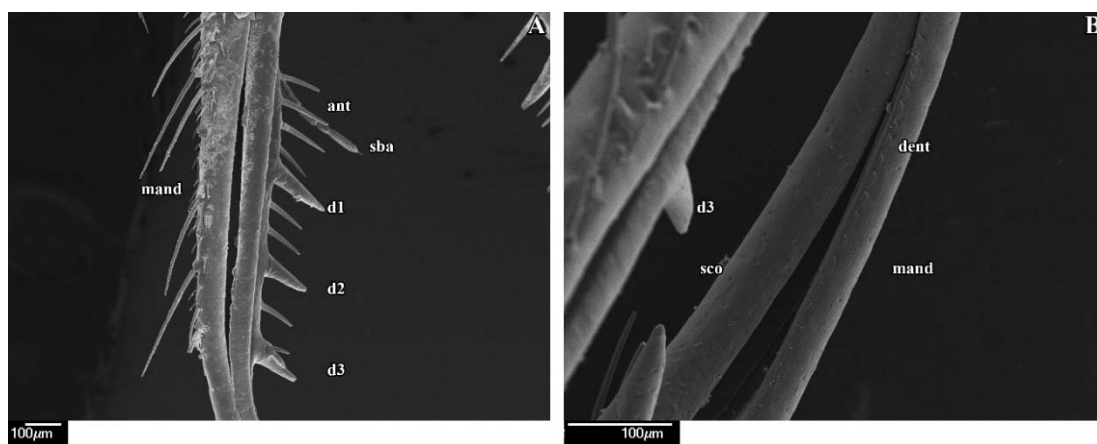


Figura 4.9. Imágenes en SEM del 3er estadio larvario de diferentes especies de Myrmeleontidae. A: *Myrmeleon inconspicuus*, detalle de la mandíbula sin la maxila acoplada, vista ventral; B: *Myrmeleon hyalinus*, detalle de la mandíbula sin la maxila acoplada, vista lateral. Abreviaturas: ant: antenas; d1, d2, d3: dientes; dent: superficie dentada; mand: mandíbula; sba: sensila basicónica; sco: sensila celocónica

4.4. Discusión

No se había llevado a cabo ningún estudio comparativo entre especies de las estructuras sensoriales tegumentarias en estos animales con microscopía electrónica. Lipovsek *et al.* (2009) sí comentan las setas y las sensilas de las larvas de *Neuroleon microstenus*, *M. formicarius* y *E. nostras*, pero no realizan un análisis comparativo.

Las sensilas y otras estructuras sensoriales cuticulares observadas en las larvas de Myrmeleontidae se muestran muy constantes tanto en forma como en localización dentro de la superficie corporal de las diferentes especies, como ya parecía deducirse a partir de estudios previos (Eisenbeis y Wichard, 1987; Satar *et al.*, 2006, 2014a, 2014b; Lipovsek *et al.*, 2009; Devetak *et al.*, 2010a, 2010b, 2013). Las sensilas estudiadas aparecen en su mayoría también en otras larvas y adultos del orden Neuroptera (Griffini, 1895; Minter, 1992; Devetak *et al.*, 2004; Suludere *et al.*, 2006; Zimmermann *et al.*, 2009; Vshivkova y Makarkin, 2010).

Las sensilas celocónicas de las mandíbulas, las sensilas basicónicas en antenas y palpos labiales (a pesar de que el grupo de sensilas subterminal sólo se había citado para *M. trigrammus* en Devetak *et al.*, 2013), y las sensilas tricoideas entre las uñas tarsales habían sido ya descritas para casi todas las larvas estudiadas con SEM (Satar *et al.*, 2006, 2014a, 2014b; Lipovsek *et al.*, 2009; Devetak *et al.*, 2010a, 2010b, 2013). Las sensilas campaniformes localizadas en la zona basal de la mandíbula, también se habían citado para *M. trigrammus* en Devetak *et al.* (2013). Nunca se había citado en estos animales la presencia de sensilas placoideas, hecho que se da en varias regiones del cuerpo de estos animales.

La zona de inserción de la mandíbula en la cápsula cefálica muestra en la zona dorsal una superficie granular que probablemente corresponda a numerosas sensilas placoideas. Tan sólo se hace alusión a estas estructuras en Doflein (1916) para *E. nostras* denominándolas ‘escamas’, y Principi (1943, 1947) para *M. inconspicuus* y *S. baetica*, donde comenta que existen formaciones placoideas que podrían ser sensilas, pero nunca habían sido descritas como tales. En la parte lateral existe una estructura con poros muy grandes que parece cumplir una función quimiorreceptora; esta superficie es citada por primera vez en estas larvas. Las sensilas placoideas que aparecen en la zona ventral de la cápsula cefálica en mento y cardo son también datos novedosos en estas larvas.

El pronoto muestra una superficie hasta ahora descrita como superficie granular (Satar *et al.*, 2006, 2014a; Devetak *et al.*, 2010a, b). Como se ha indicado, podría tratarse en realidad de sensilas placoideas debido a que en esa región no aparecen otros tipos de sensilas, y por la postura que adoptan las larvas cuando están al acecho (ligeramente encorvadas, con el pronoto a la misma altura o por encima de la cabeza), y la esclerotización del pronoto, parece evidente que resulta necesario para ellas poseer aquí estructuras sensoriales.

Entre las uñas tarsales, muestran dos sensilas tricoideas tipo I, aunque el único miembro de la tribu Dendroleontini presente en la zona de estudio, *T. relictus*, presenta sensilas tricoideas tipo II entre las uñas tarsales de las patas metatorácicas, algo que no se da en ninguna otra especie tratada. Sería necesario esclarecer si es un rasgo específico, de su género, o de su tribu. Lo que aquí se han denominado sensilas tricoideas tipo II, se han tratado como sensilas quéticas en artículos anteriores para *M.*

yemenicus, *N. microstenus* y *M. trigrammus* (Devetak *et al.*, 2010a, 2010b, 2013). También en las patas, y cercanamente a las uñas tarsales se han identificado sensilas campaniformes, algo que ya fue observado en la especie europea *Neuroleon microstenus* (Devetak *et al.*, 2010a).

En los procesos odontoides, nunca se había citado hasta el momento la presencia de sensilas, y la observación de sensilas campaniformes es novedosa para estas larvas.

La zona ventral del abdomen, en su región subterminal y en los rastrillos, presenta algunas sensilas campaniformes y sensilas celocónicas. En los rastrillos no se había indicado nunca la presencia de sensilas, aunque Lipovsek *et al.* (2009) sí citan en la región ventral del segmento abdominal IX sensilas campaniformes (sin ilustrarlo), y en Devetak *et al.* (2010a) se comenta e ilustra para la misma especie europea que en el anterior trabajo: *N. microstenus*. En la especie *S. ledereri*, aunque en la descripción no se hace referencia a ello, aparece en las imágenes de la superficie de los rastrillos una sensila celocónica.

El esternito abdominal X nunca se había estudiado mediante SEM, por lo que las sensilas encontradas aquí no habían sido descritas hasta el momento. En este segmento retráctil, se han encontrado en este estudio sensilas celocónicas (las más frecuentes), sensilas basicónicas y sensilas campaniformes.

La superficie dentada de las mandíbulas ha sido ratificada aquí como presente en estas larvas. Ya se había indicado en Satar *et al.* (2006) para *Distoleon tetragrammicus* por primera vez, y en Devetak *et al.* (2013) también se mencionó dicha la superficie de las mandíbulas para *M. trigrammus*.

No se han encontrado sensilas digitiformes como indican Lipovsek *et al.* (2009) para *M. formicarius* y Devetak *et al.* (2013) para *M. trigrammus*.

Desde Doflein (1916), ya se consideran a todas las setas de estas larvas como estructuras tango/mecanosensoriales. La superficie corporal de estas larvas está equipada con una gran densidad de receptores sensoriales. Las setas estudiadas en el capítulo 3, también son tango/mecanosensoriales como se ha comentado. Como funciones añadidas, por ejemplo, las setas plumosas sirven para cubrirse de restos del suelo y camuflarse, las excavadoras como su propio nombre indica para poder enterrarse, y los dolichaster probablemente también cumplan funciones relacionadas con cubrirse y retener restos de suelo para el camuflaje. En cuanto a las sensilas, las sensilas coelocónicas, placoideas y basicónicas cumplen funciones quimiorreceptoras y olfativas (Zacharuk, 1985); las situadas en la región cefálica (palpos, antenas, y mandíbulas incluidas) y pronoto, probablemente sirven para la detección de presas como se ha sugerido en otros trabajos de este y otros grupos animales (Koch, 1983; Zacharuk, 1985; Galizia, 2008; Glendinning, 2008; Devetak *et al.*, 2013). Las sensilas tricoideas de las patas son mecanorreceptoras (Doflein, 1916; Römer, 2003), relacionadas probablemente con la detección de vibraciones en el sustrato. Las situadas en el abdomen subterminalmente, en los procesos odontoides y en los rastrillos probablemente estén asociadas al control de la excavación, tanto las campaniformes de mecanorrecepción como las coelocónicas y basicónicas de quimiorrecepción (Römer, 2003; Devetak *et al.*, 2010a). Las sensilas del segmento abdominal X cumplen funciones relacionadas con la detección de sustrato óptimo donde enterrarse, y donde segregar la seda del capullo; las sensilas coelocónicas y basicónicas quimiorreceptoras, y las campaniformes mecanorreceptoras también estarían relacionadas con ello.

Todo esto les confiere un equipamiento sensorial muy preciso para detectar movimientos en el sustrato, tamaño y tipo de presas, posibles peligros, así como lugares idóneos para enterrarse y segregar la seda para hacer el capullo.

Las sensilas identificadas en este estudio se presentan en muchos otros insectos estudiados tanto en fases larvarias como adultos, pudiendo diferir en forma y tamaño (Zacharuk, 1985; Pérez-González y Zaballo, 2013; Tormos *et al.*, 2013; etc.).

Por último, poseer los tubérculos oculares para poder mantenerlos desenterrados ligeramente en algunos momentos, así como la densidad y disposición de las setas y sensilas que presentan estas larvas, muestran la gran adaptación a un hábitat tan específico e inhóspito como es la arena del suelo, ya sea en cuevas, bajo piedras, en árboles o en ambientes abiertos.

CAPÍTULO 5. ESTUDIO DE LA MORFOLOGÍA EXTERNA Y ANATOMÍA INTERNA DE LAS LARVAS DE MYRMELEONTIDAE MEDIANTE TÉCNICAS NO INVASIVAS: MICROCT.

5.1. Antecedentes y comentarios previos.

La morfología, tanto interna como externa, en larvas de la familia Myrmeleontidae no ha sido objeto de demasiados estudios, pese a las grandes adaptaciones que presentan para vivir en medios tan inhóspitos como las primeras capas del suelo, que las hacen tan interesantes desde el punto de vista anatómico y fisiológico. En sus fases preimaginales, caben destacar los trabajos sobre morfología y/o anatomía interna general de Doflein (1916), del sistema digestivo en *Myrmeleon formicarius* (Lozinski, 1908, 1910, 1911), del digestivo de las larvas de neurópteros en general (incluyendo la larva de *Myrmeleon formicarius*) (Gaumont, 1973, 1976), del sistema urinario en *Synclisis baetica* (Poll, 1936), de la musculatura en *Euroleon nostras* (aunque citado como *Myrmeleon europaeus*; Sundermeier, 1940; Korn, 1943), del sistema nervioso de *Palpares libelluloides* (Cazal, 1948) y de *Euroleon nostras* (Fig. 5.1-A) (LeFauchaux, 1959, 1971), del tentorio de *Synclisis baetica* (Saffré, 1957), o de los canales alimenticios en *Fulgella intermedia* Markl, 1953 y *Palpares annulatus* Stitz, 1912 (Fig. 5.1-B) (Van Zyl y Van der Linde, 2000). En lo que respecta a la especie aquí empleada, *Synclisis baetica* (Rambur, 1842) (ver Material y métodos, apartado II.6.3), hay que resaltar tres trabajos. Poll (1936) realizó un estudio minucioso del aparato urinario de la larva de esta especie, describiendo histológicamente los tubos de Malpigio y explicando sus funciones. En Principi (1947), se realiza un estudio detallado y minucioso sobre la morfología externa de la especie en todos sus estadios larvarios. Por último, Saffré (1957) realizó la descripción del tentorio de la larva de *S. baetica*.

La técnica que se utiliza aquí, la micro-tomografía computarizada (micro-CT o μ CT), está siendo aplicada para multitud de estudios con diferentes objetivos, como la comparación entre taxones para fines filogenéticos (Wipfler *et al.*, 2012; Blanke *et al.*, 2014), o para estudios de determinadas estructuras con el fin de comprender su función, morfología o fisiología (Wirkner y Prendini, 2007; Verdú *et al.*, 2012; Descamps *et al.*, 2014; etc.). Se ha aplicado en una enorme variedad de animales, entre los que se encuentran neurópteros en fase larvaria como Nevrothidae (Beutel *et al.*, 2010a) o adultos como Osmylidae (Beutel *et al.*, 2010b), Sisyridae (Randolf *et al.*, 2013) o Nevrothidae (Randolf *et al.*, 2014), un estudio comparativo del tentorio en adultos de neurópteros (Zimmermann *et al.*, 2011); y estudios de larvas en órdenes afines como Raphidioptera (Beutel y Ge, 2008) y Megaloptera (Beutel y Friedrich, 2008), y otros grupos relativamente cercanos como Mecoptera (Beutel y Baum, 2008, 2009; Friedrich *et al.*, 2013). Sin embargo, estos trabajos siempre se han basado únicamente en la región cefálica con propósitos filogenéticos; nunca se había utilizado para estudiar la morfología o anatomía completa de ninguna especie de neuróptero, ni en fase larvaria ni de imago. Este trabajo es el primero en el que se utiliza esta técnica para el estudio de la morfología externa e interna del cuerpo completo dentro de los neurópteros, y primer estudio utilizando μ CT dentro de la familia Myrmeleontidae.

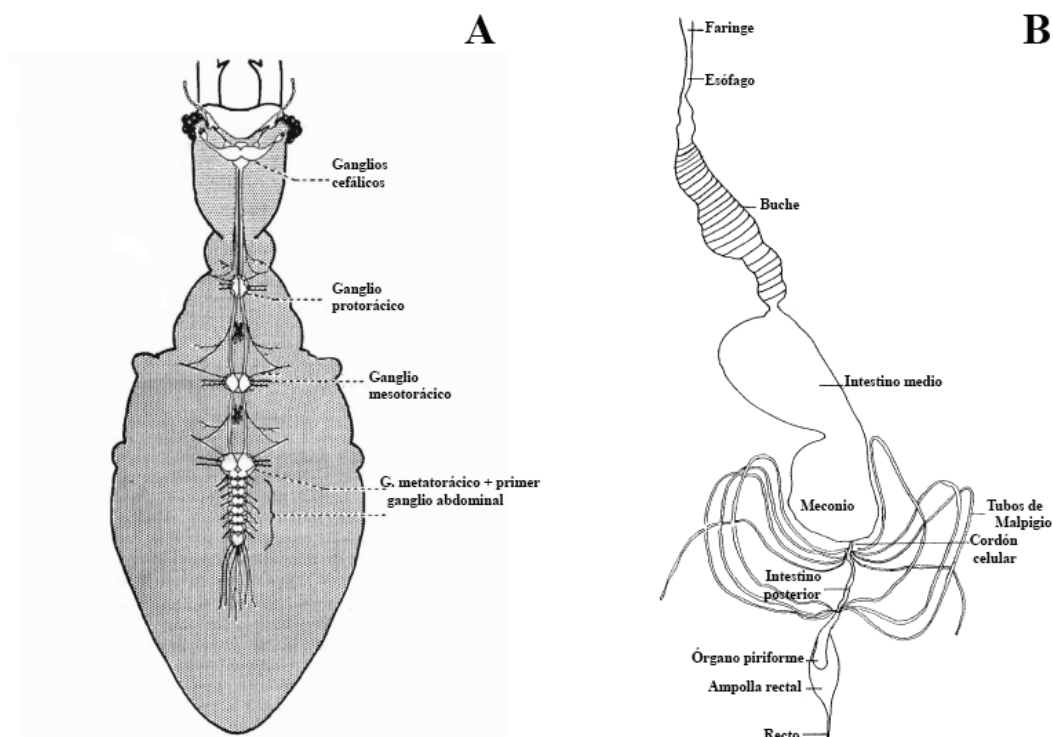


Figura 5.1. Esquemas la morfología interna de las larvas de Myrmeleontidae. A: sistema nervioso de *Euroleon nostras*, adaptado de LeFaucheux (1959); B: sistema digestivo de *Palpares annulatus*, adaptado de Van Zyl y Van der Linde (2000).

5.2. Resultados.

A continuación, se describen y detallan los sistemas y estructuras identificados a través de las imágenes y vídeos en 2D y 3D obtenidas a partir de las reconstrucciones de los escaneos mediante microCT. Como se ha comentado, han sido realizados en la larva de tercer estadio de *Synclisis baetica*. Para realizar las reconstrucciones y poder estudiar las imágenes y vídeos se utilizaron los programas CTVox (vídeos en 3D e imágenes) y DataViewer (para obtener cortes en 2D). Además, se comparan los resultados obtenidos mediante esta novedosa técnica con disecciones tradicionales realizadas durante este estudio, y disecciones, cortes y tinciones histológicas que se han llevado a cabo en trabajos anteriores de diversos autores.

Morfología externa (Fig. 5.2).

Tras la reconstrucción en 3D de los datos obtenidos mediante microCT, las características morfológicas externas son rápidamente visualizadas. Las larvas de Myrmeleontidae son campodeiformes y robustas. La cabeza está fuertemente esclerotizada, es prognata y tiene forma subrectangular (Fig. 5.2). Posee dos grandes piezas bucales, formadas por las mandíbulas y el extremo de las maxilas (las lacinias), con tres dientes en su margen interno (Figs. 5.2-A, 5.2-B, 5.2-C). Las antenas son pequeñas y delgadas, y poseen tubérculos oculares muy prominentes que portan siete estemas (Figs. 5.2-A, 5.2-B, 5.2-C). El tórax está bien desarrollado; el protórax es más estrecho que el meso- y metatórax. En esta región sólo existen un par de espiráculos respiratorios situados en los laterales del mesotórax, y dos pares de procesos setíferos mesotorácicos (Figs. 5.2-A, 5.2-C). Poseen diez segmentos abdominales, de los cuales

el segmento IX es claramente más pequeño que los ocho primeros (Figs. 5.2-A, 5.2-C) y el segmento abdominal X es telescópico e invaginable en el interior de los segmentos VIII y IX. Un par de procesos setíferos laterales están presentes en los segmentos I-VIII, y protegen a los espiráculos respiratorios presentes en dichos segmentos (Figs. 5.2-C, 5.2-D).

Además de las regiones detalladas en el capítulo 1 para la morfología general de las larvas, se ha identificado en la región cefálica ventral la gula, reconocible en la zona posterior del labio como una estructura que recorre en línea recta a lo largo la porción ventral de la cabeza, alcanzando su margen posterior (Figs. 5.2-B, 5.2-C, 5.2-D). También se observan las fosas tentoriales dorsales que aparecen desde la zona del clipeo hasta aproximadamente el centro de la región dorsal de la cabeza; y las pequeñas fosas tentoriales ventrales, que están dispuestas a lo largo de la zona del labio (Figs. 5.2-A, 5.2-B, 5.2-C).

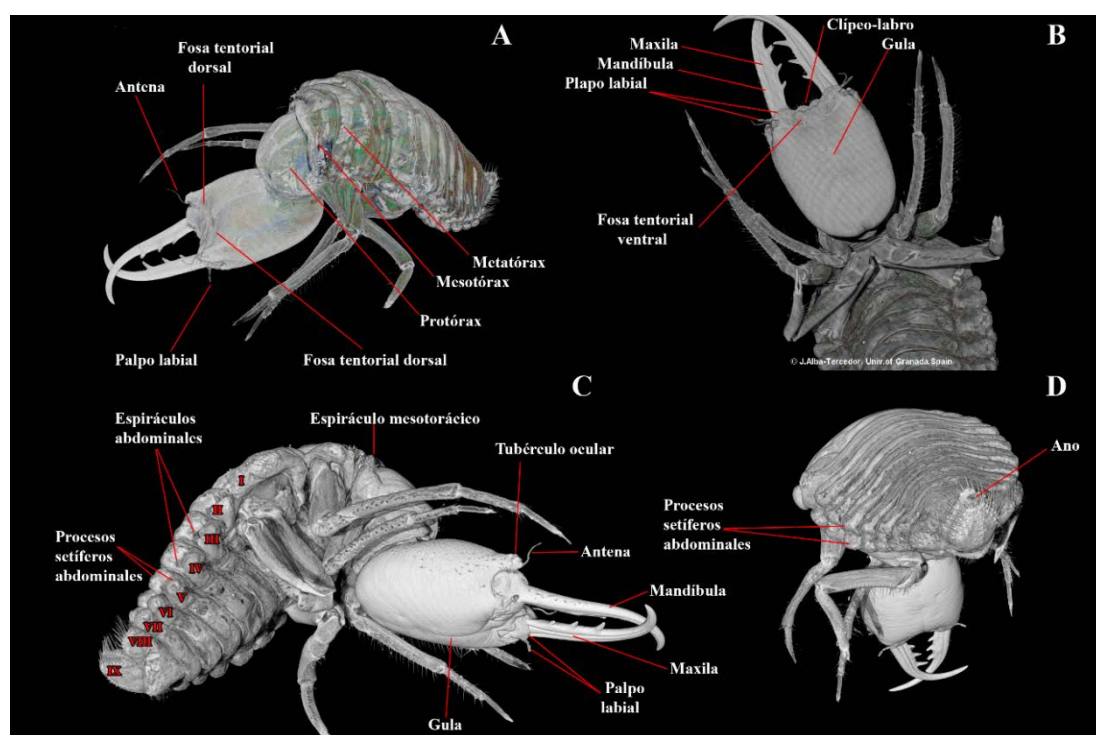


Figura 5.2. Morfología externa de la larva de *S. baetica*. A: vista dorso-lateral; B: vista ventral; C: vista latero-ventral; D: vista caudal. Imágenes obtenidas a partir CTVOx.

Tentorio (Figs. 5.2-A, 5.2-B, 5.3, 5.11-A, 5.12, 5.14-C, 5.14-D, 5.14-E, 5.14-F, 5.14-G).

El tentorio está fuertemente esclerotizado, y es rápidamente identificable mediante las imágenes y vídeos, debido a su densidad y a su anclaje mediante tendones en la región anterior de la cápsula cefálica, tanto dorsal- como ventralmente. Esta estructura soporta parte de la musculatura fuertemente desarrollada de las enormes piezas bucales, y tiene forma de 'H'. Conecta las largas fosas tentoriales dorsales con las fosas tentoriales ventrales. Estas últimas están situadas en la región del labio y son mucho más pequeñas y menos evidentes que las fosas tentoriales dorsales (Fig. 5.2-B). Las dorsales, se observan en las imágenes tridimensionales en la zona exterior de la cabeza: están muy juntas, y cruzan desde la base de las antenas hacia la mitad de la

cabeza (Fig. 5.2-A). Los brazos tentoriales dorsales o anteriores son planos como en forma de pala y convergen fuertemente en los dos tercios anteriores, mientras que son relativamente redondeados y convergen moderadamente en el tercio posterior. Los brazos tentoriales ventrales o posteriores no son tan anchos como los anteriores, aunque sí más largos. Son planos y poseen forma de pala toda su extensión; aunque son algo más estrechos hacia la parte anterior llegando a las fosas tentoriales ventrales, y más anchos alcanzando la inserción en el puente tentorial (Figs. Figs. 5.3-B, 5.3-C, 5.11-A, 5.14-D). Este último es ancho, pero no muy grande, y une los brazos ventrales, que son más largos que los dorsales (Figs. 5.3-C, 5.14-E, 5.14-F, 5.14-G).

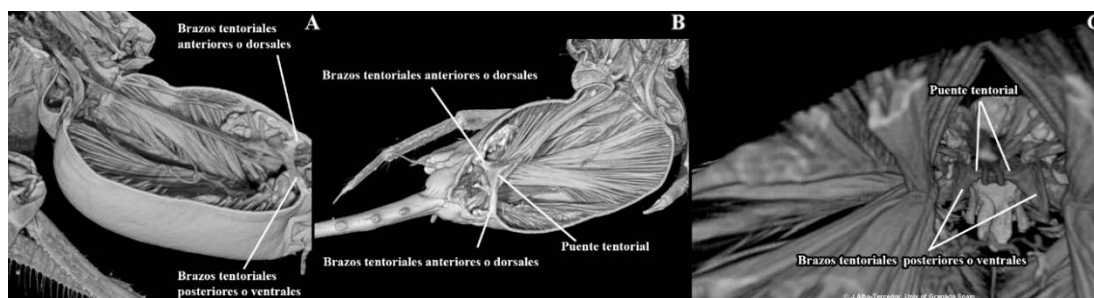


Figura 5.3. Tentorio de la larva de *S. baetica*. A: corte sagital de la cabeza, vista latero-ventral; B: corte sagital de la cabeza, vista lateral; C: imagen desde el interior del cuerpo, vista postero-ventral. Imágenes obtenidas a partir CTVox.

Sistema digestivo (Figs. 5.1-B, 5.4, 5.12, 5.13, 5.15).

El digestivo es un sistema muy especializado en estas larvas. Es ciego, ya que el mesodeo y el proctodeo no están comunicados (algo común en todas las larvas de Neuroptera). Es rápidamente interpretado al visualizar cualquier imagen o vídeo en 3D de la reconstrucción.

Este sistema comienza con las mandíbulas y maxilas, que están acopladas formando las típicas piezas bucales alargadas de las larvas de la mayoría de familias de neurópteros. El orificio bucal está clausurado por el tegumento tras la eclosión del huevo, y vuelve a cerrarse después de cada ecdisis, por lo que la ingesta debe ser líquida a través de las mandíbulas-maxilas. Por ello, existen dos conductos internos en estas piezas bucales, denominados canal alimenticio y canal de veneno (Figs. 5.4, 5.14-A, 5.14-B). El canal alimenticio se encuentra entre las mandíbulas y las maxilas; mientras que el canal del veneno transcurre interiormente a las maxilas (Figs. 5.4, 5.14-A). En el extremo apical de estas piezas, existe un orificio por donde succionan el alimento (a través del canal alimenticio) y por donde inyectan el veneno a sus presas (a través del canal de veneno). Estos canales recorren las piezas bucales y, tras ello, convergen hacia el centro formando, junto a la epi- e hipofaringe, el cibario, un espacio de forma triangular en estos animales (Figs. 5.1-B, 5.4-D, 5.14-B). Después de la faringe, comienza el esófago que cruza el resto de la cápsula cefálica hasta el tórax, donde aparece el buche justo al finalizar el esófago (Figs. 5.1-B, 5.12, 5.13). El buche ocupa principalmente los segmentos pro- y mesotorácicos (Figs. 5.12, 5.13). Posteriormente aparece el intestino medio (mesodeo), que es diferenciado con facilidad mediante estas técnicas, siendo el órgano de mayor tamaño en el cuerpo de estas larvas; el segmento metatorácico y la mayoría de la cavidad abdominal están ocupados por este órgano (Figs. 5.1-B, 5.12, 5.13, 5.15-A, 5.15-B, 5.15-C). En la porción posterior del intestino medio, los restos sólidos que produce la larva son

acumulados en capas formando el meconio (Figs. 5.1-B, 5.5-B, 5.12, 5.13, 5.15-B, 5.15-C, 5.15-D), que es realmente grande en este estadio larvario especialmente antes de la pupación. Esto se debe a que tan sólo un conducto estrecho, llamado cordón celular, mantiene unidos el intestino medio y el posterior (proctodeo). El cordón celular es difícil de identificar mediante las imágenes obtenidas (debido a que junto con los tubos de Malpigio del sistema excretor forman un gran ovillo). El intestino posterior es estrecho, en su porción inicial nacen los tubos de Malpigio, y a él confluyen en la región posterior los criptonefridios (seis de los ocho tubos de Malpigio) (Figs. 5.1-B, 5.5, 5.12, 5.13, 5.15-C, 5.15-D). Después aparecen el órgano piriforme y la ampolla rectal (Figs. 5.1-B, 5.15-C). Tras la ampolla rectal, el recto y el ano aparecen asociados al segmento abdominal X (Figs. 5.1-B, 5.2-C, 5.11-C), que es telescópico y necesita ser evaginado al exterior para expulsar las sustancias comentadas. Todo esto se distingue con facilidad en las imágenes y en los vídeos obtenidos.

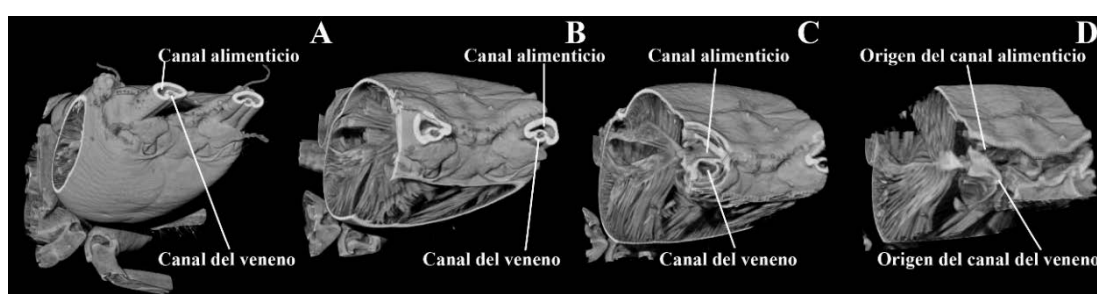


Figura 5.5. Canales alimenticio y del veneno de la larva de *S. baetica* A-D: diferentes cortes transversales desde las mandíbulas y las maxilas hacia la faringe, vista frontal. Imágenes obtenidas a partir CTVox.

Sistema excretor (Figs. 5.5, 5.12, 5.13, 5.15).

El sistema excretor está compuesto principalmente por los tubos de Malpigio (Figs. 5.5). Son ocho, de difícil interpretación, aunque seis parecen ser criptonefridios y dos son libres (Figs. 5.1-B, 5.5). Los dos libres son más cortos que los criptonefridios, y juegan un papel en la reabsorción de líquidos, productos de desecho e iones, mientras que los criptonefridios tienen doble función: la reabsorción en la zona anterior, y producción de seda en la zona de tejido posterior de los tubos. Los tubos de Malpigio son largos y finos, y forman un gran ovillo, haciendo difícil separarlos y manipularlos en disecciones tradicionales (Figs. 5.5, 5.12, 5.13, 5.15). Pueden situarse tanto dorsal, como ventralmente, o por los laterales del intestino medio e intestino posterior debido a su longitud y laxitud (Figs. 5.5, 5.12, 5.13, 5.15). Con las imágenes tridimensionales son visualizados e identificados rápidamente debido a dos motivos: su posición en la cavidad abdominal del cuerpo abarcando con su gran longitud prácticamente hasta el tórax; y a su densidad, que permite que se consigan unas coloraciones completamente diferentes al resto de órganos cuando se visualizan en 3D (Figs. 5.5, 5.12, 5.15-C, 5.15-D). Los tubos de Malpigio nacen tras el intestino medio y el cordón celular, justo en el inicio del intestino posterior (proctodeo). Los criptonefridios llegan al final del intestino posterior donde confluyen y se unen. El intestino posterior es corto, y tras él aparece una región dilatada denominada órgano piriforme (Figs. 5.1-B, 5.5). La seda segregada por los tubos de Malpigio es acumulada en el órgano piriforme, que es reservorio de este material y está en estrecho contacto con la ampolla rectal (Figs. 5.1-B, 5.5, 5.15-C, 5.15-D). Tanto la seda como los catabolitos de excreción atraviesan la ampolla rectal, el recto y el ano, y son

expulsadas. El recto y ano se encuentran en el segmento abdominal X (Figs. 5.5-B, 5.11-C, 5.15-C), que es telescópico. Este segmento debe ser evaginado para liberar tanto productos de desecho como la seda.

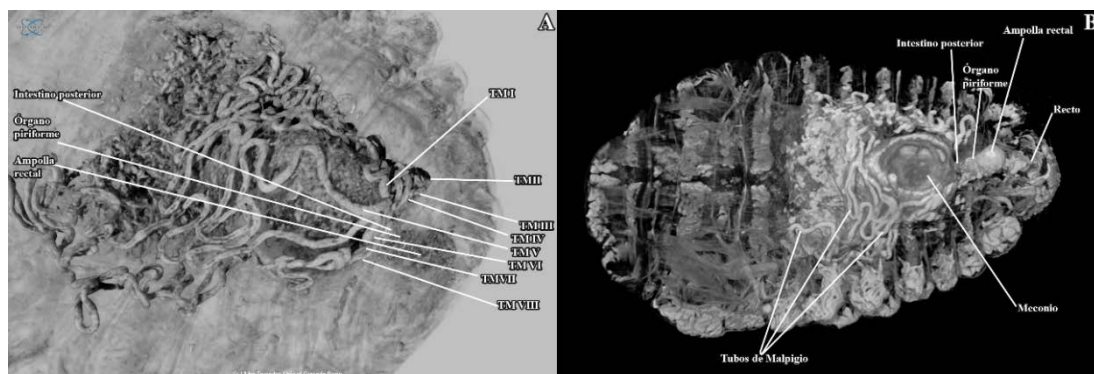


Figura 5.5. Sistema excretor de la larva de *S. baetica*. A: zona posterior del abdomen, vista ventral; B: abdomen completo, vista ventral. Imágenes obtenidas a partir CTVox (abreviaturas: TM: tubos de Malpighio).

Sistema glandular (Figs. 5.6, 5.12, 5.14-B, 5.14-C, 5.14-D, 5.14-E, 5.14-F, 5.14-G).

Este sistema es visualizado con facilidad mediante todas las imágenes obtenidas. Las estructuras glandulares más importantes están presentes dentro de la cápsula cefálica.

Lo primero que se observa en la región cefálica es que existe una gran masa de tejido glandular situada dorsalmente en la parte anterior, dorsalmente a los ganglios cerebrales y la faringe (Figs. 5.6, 5.12, 5.14-B, 5.14-C, 5.14-D, 5.14-E, 5.14-F, 5.14-G). Esta estructura glandular es aproximadamente igual de ancha que la anchura existente desde un extremo lateral externo a otro de las piezas bucales. Se pudo determinar que esta masa glandular está conectada directamente con las piezas bucales, llegando por la zona media superior de la abertura mandibular, y desembocando de este modo en el tubo que forma el canal alimenticio. Por tanto, se trata de un tipo de glándula asociada con el canal alimenticio, y se denomina glándula dorsal.

La glándula del veneno está situada en la parte ventral anterior de la cápsula cefálica, ventralmente a los ganglios del cerebro y la faringe (el cibario), y entre los brazos tentoriales ventrales (Figs. 5.6, 5.12, 5.14-B, 5.14-C, 5.14-D, 5.14-E, 5.14-F, 5.14-G). Está muy desarrollada, alcanzando un gran tamaño, de acuerdo con el modo de alimentación que poseen estas larvas. Está conectada con el canal del veneno en la zona de inserción de las maxilas. Parece que segrega sustancias a estos canales a través de unos orificios presentes en la zona lateral interna de la base de las maxilas. Además, existen dos estructuras de tejido glandular situadas lateralmente a la glándula del veneno; son también alargadas, más o menos tubulares, y podrían ser glándulas o tener funciones de reservorio de la glándula del veneno (Figs. 5.6, 5.12). Se han denominado estructuras glandulares laterales.

Las glándulas salivales son un par de tubos ventralmente situados, que recorren la longitud de la cabeza ventralmente al esófago, a la aorta y a la cadena nerviosa ventral. Su forma tubular es irregular, y son identificadas con rapidez mediante las imágenes obtenidas (Figs. 5.6, 5.12). También son fácilmente identificables mediante

dissección tradicional, aunque son difíciles de manipular y de distinguir en su recorrido real. Estas estructuras llegan hasta el protórax. Aunque parecen desembocar directamente por la parte inferior de las piezas bucales, esto no se aprecia con claridad, pudiendo realmente desembocar en la glándula dorsal o ‘del veneno’. Por ello, podría tratarse de reservorios de alguna de las glándulas anteriormente descritas, aunque siempre se han considerado glándulas como tales, y se mantiene aquí este criterio.

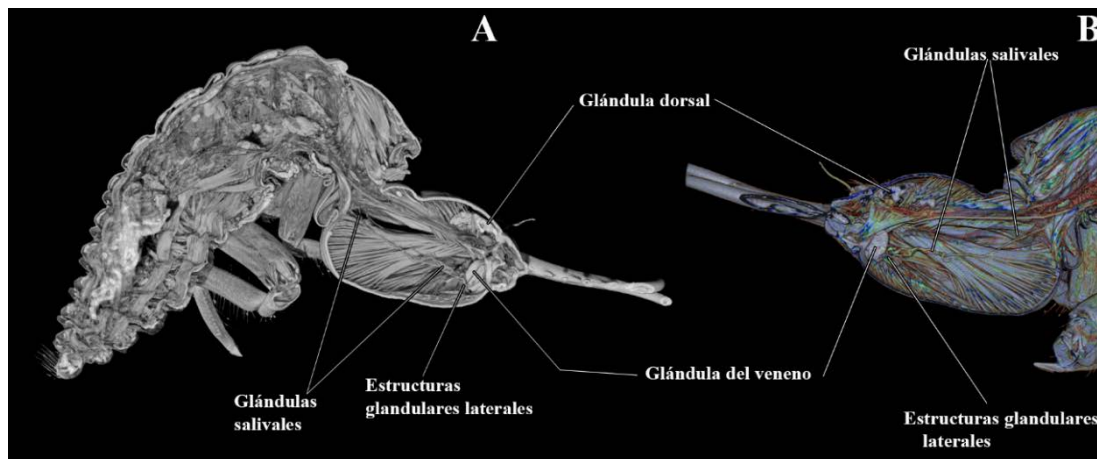


Figura 5.6. Sistema glandular de la larva de *S. baetica*. A-B: cortes sagitales en vista lateral. Imágenes obtenidas a partir CTVox.

Sistema circulatorio (Figs. 5.7, 5.12, 5.14-H).

Poseen el típico sistema circulatorio de insectos, con un vaso dorsal o corazón, que recorre tórax y abdomen, y en la cabeza la aorta. Es un sistema complicado de identificar por su naturaleza membranosa en los vídeos tridimensionales, algo más fácil en imágenes transversales en 2D.

La aorta es más sencilla de determinar que el vaso dorsal (Figs. 5.12, 5.14-H). Se observa en la cabeza, y recorre recorriendo la cápsula cefálica desde la zona posterior al cerebro, dorsalmente al esófago, hasta llegar al tórax. Posee un grosor en la zona cefálica similar al del esófago. El vaso dorsal recorre todo el dorso del cuerpo desde la región media del tórax hasta la zona posterior del abdomen (Fig. 5.7-A, 5.7-B) (a partir de la observación de los músculos alares en el abdomen pudo localizarse).

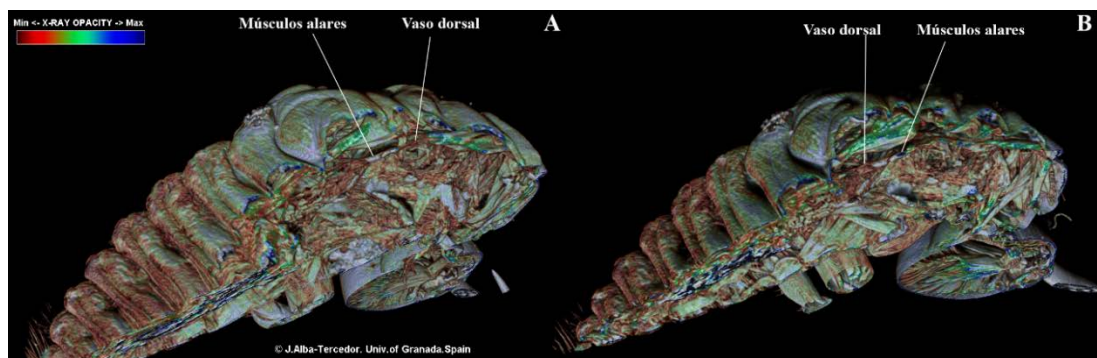


Figura 5.7. Sistema circulatorio de la larva de *S. baetica*. A-B: cortes sagitales en vista lateral. Imágenes obtenidas a partir CTVox.

Sistema nervioso (Fig. 5.1-A, 5.8, 5.9, 5.12, 5.14-E, 5.14-F).

Es, junto con el sistema digestivo, el más sencillo de identificar tras las reconstrucciones realizadas a partir del escaneo. Los ganglios cefálicos (cerebrales y subesofágicos), junto con los ganglios torácicos y los abdominales de la cadena nerviosa ventral forman el sistema nervioso central, rápidamente diferenciable. El cerebro y los ganglios subesofágicos forman los ganglios cefálicos principales (Figs. 5.1-A, 5.8, 5.9). También existen quiasmas ópticos, presentes en la base de los tubérculos oculares. Estos se diferencian perfectamente en las imágenes y vídeos realizados por su tamaño, y por su posición, ya que están justo al final de los nervios ópticos, que son gruesos, muy visibles, y parten de la zona anterior del cerebro (protocerebro) (Fig. 5.9).

El cerebro es una unidad compacta estructuralmente, y está formado por proto-, deuto- y tritocerebro, que en estas larvas están fusionados; creando una masa doblemente lobulada (Fig. 5.8). Se sitúa dorsal al esófago y posteriormente a la faringe. Toda la estructura se puede observar con las imágenes y vídeos realizados (Fig. 5.8).

Los ganglios subesofágicos están conectados con el cerebro mediante el anillo periesofágico (Figs. 5.1-A, 5.8, 5.9, 5.14-E, 5.14-F), y aparecen en posición ventral al cerebro y esófago, formando también una masa bilobulada.

Se observan también fácilmente los nervios antenales que parten de la zona ventral del cerebro (deutocerebro) a la base de las antenas (Fig. 5.9); son relativamente robustos.

La cadena nerviosa ventral comienza al final de los ganglios subesofágicos y recorre la mitad posterior de la cápsula cefálica, el tórax y la parte anterior del abdomen (Figs. 5.1-A, 5.8, 5.12). Los ganglios protorácicos y mesotorácicos son independientes y se visualizan en sus respectivos segmentos (Figs. 5.8, 5.12); los ganglios metatorácicos están fusionados con el primer par de ganglios abdominales y situados entre el final del metatórax y el inicio de la zona abdominal (Figs. 5.8, 5.12). El resto de ganglios abdominales han emigrado a la zona anterior del abdomen, siendo independientes los de los segmentos II-VII y estando fusionados los de los segmentos VIII, IX y X (Figs. 5.8, 5.12). Por tanto, la cadena nerviosa ventral no llega a la zona media y posterior del abdomen. La disposición es claramente visible en cualquier imagen y vídeo obtenido donde aparezca la región abdominal anterior.

Los nervios que parten de cada ganglio no son distinguibles (excepto en algunas ocasiones en su origen) con esta técnica, exceptuando los nervios antenales y ópticos de la región cefálica, ya comentados (Fig. 5.9).

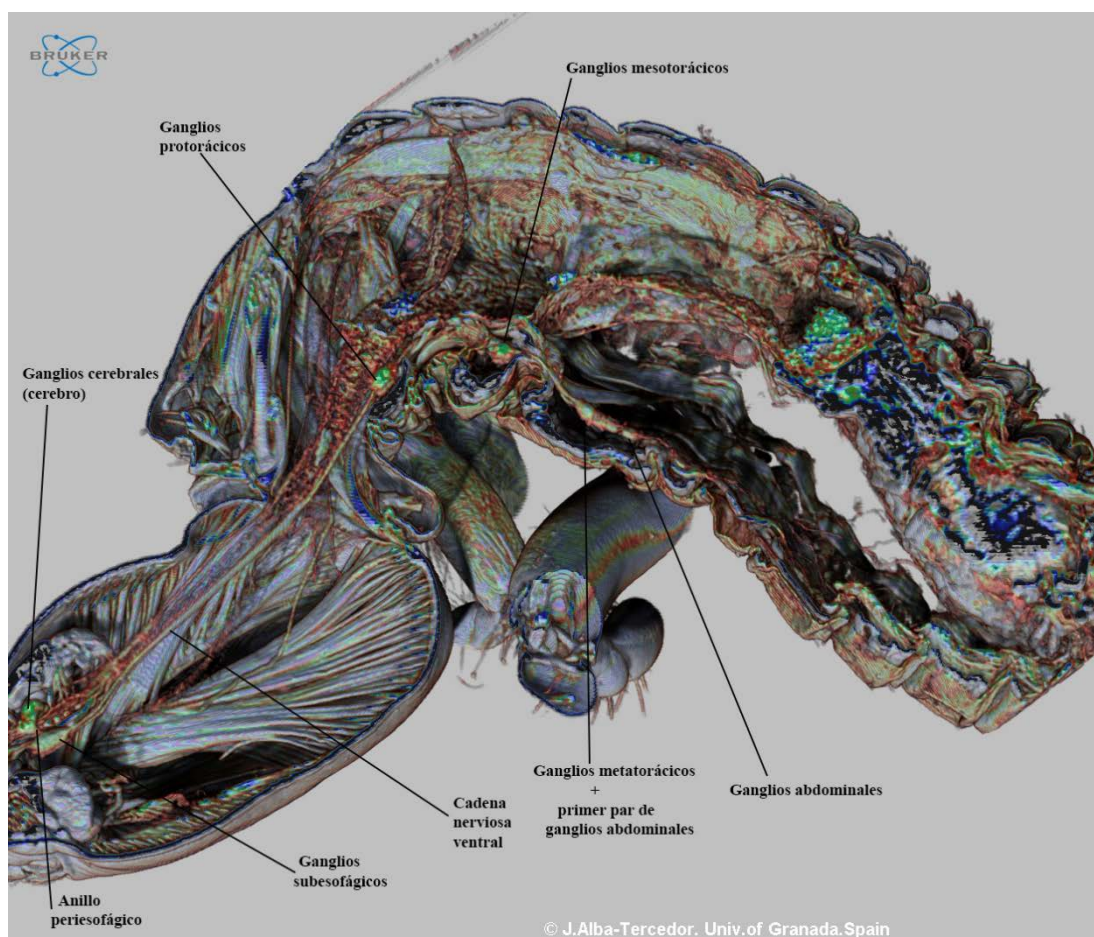


Figura 5.8. Sistema nervioso de la larva de *S. baetica*. Corte sagital, vista lateral. Imágenes obtenidas a partir CTVox

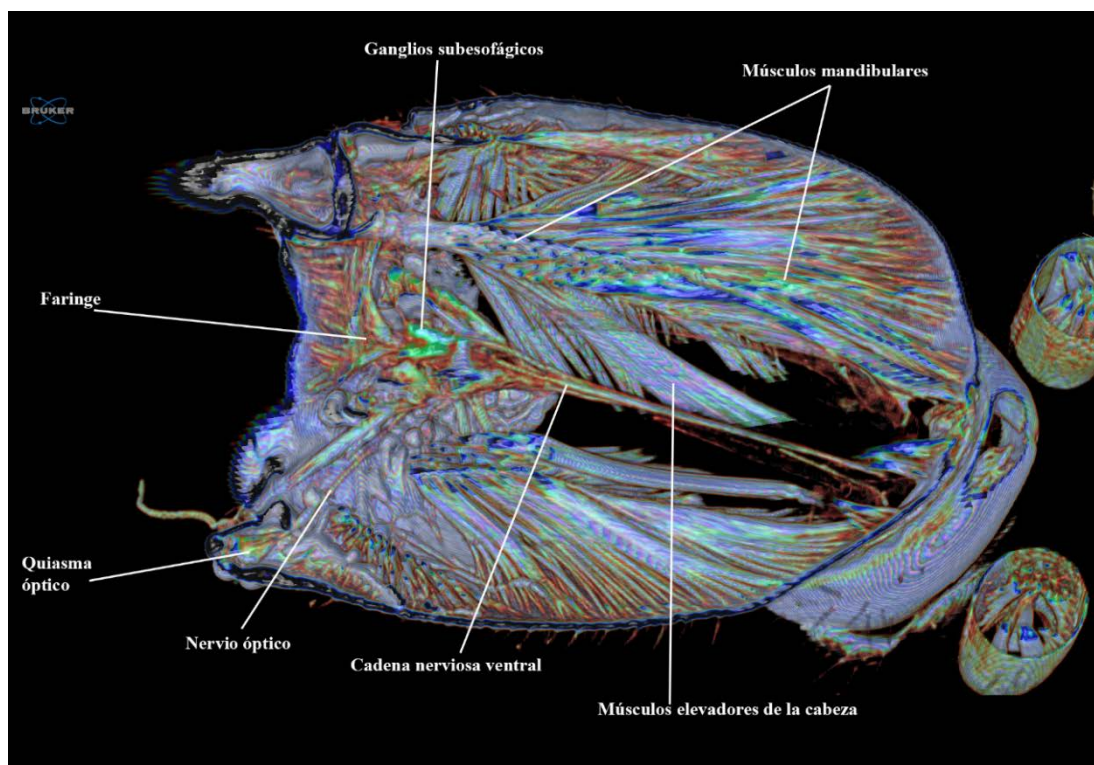


Figura 5.9. Sistema nervioso de la larva de *S. baetica*. Corte longitudinal de la cabeza, vista ventral. Imágenes obtenidas a partir CTVox.

Sistema respiratorio (Figs. 5.2, 5.10-C).

El sistema respiratorio que presentan estas larvas es un típico sistema traqueal. Tras la reconstrucción tridimensional, resultan fácilmente observables tanto los espiráculos en la parte externa de los ejemplares, como internamente las tráqueas (Figs. 5.2, 5.10-C). Hay un par de espiráculos respiratorios en el mesotórax, y no existen espiráculos respiratorios en el pro- y el metatórax. Hay un par de espiráculos respiratorios en los segmentos del abdomen I-VIII (Fig. 5.10-C), aunque el par de espiráculos del segmento I del abdomen ha emigrado hacia la parte dorsal del segmento; no hay espiráculos en los segmentos IX ni X (Fig. 5.10-C). Los espiráculos respiratorios abdominales se sitúan lateralmente, en medio de los procesos setíferos que se encuentran uno dorsal y otro ventral (Fig. 5.10-C); de esta forma les sirven de protección a los espiráculos respiratorios. Tras cada espiráculo, donde deben retenerse los elementos sólidos extraños, se encuentran los atrios, nombrados inadecuadamente sacos aéreos en algunos trabajos. Éstos son difíciles de identificar con claridad, ya que son cavidades situadas inmediatamente después de los espiráculos (Figs. 5.10-A, 5.10-C), y en las reconstrucciones tridimensionales pueden estar colapsados o no verse. Los atrios deben contribuir a evitar la desecación, por lo que probablemente estén recubiertos de setas en su superficie, aunque este hecho no ha podido ser contrastado en este estudio. De los atrios parten las tráqueas hacia los diferentes órganos (Figs. 5.10-A, 5.10-C), estrechándose y ramificándose en traqueolas, mucho más delgadas y difíciles de visualizar y que alcanzan los tejidos y sus células. Las tráqueas se observan perfectamente tanto en la zona dorsal como ventral mediante imágenes tridimensionales (Fig. 5.10).

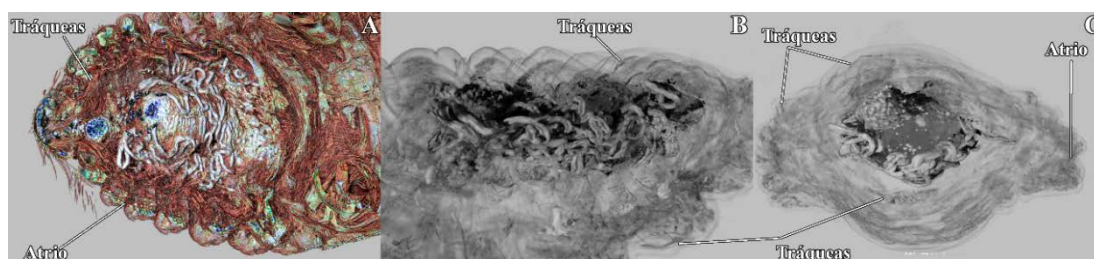


Figura 5.10. A-C: Detalles del aparato respiratorio de la larva de *S. baetica*. A: corte longitudinal de la zona posterior del abdomen, vista ventral; B: zona posterior del abdomen, vista lateral; C: corte trasversal del abdomen, vista caudal. Imágenes obtenidas con CTBox.

Musculatura (Figs. 5.11, 5.12, 5.14-D, 5.14-E, 5.14-H, 5.15-A).

Debido a su gran desarrollo en estas larvas y su diferente densidad respecto al resto de tejidos internos, es fácilmente reconocible en todas las imágenes obtenidas.

En la cabeza, cabe destacar los músculos asociados a las piezas bucales y a la faringe, y los elevadores de la cabeza. Los músculos mandibulares presentan inserciones en las mandíbulas y las zonas ventral y dorsal de la cápsula cefálica, y en los brazos tentoriales anteriores (estos son llamados músculos tentorio-mandibulares) (Figs. 5.11-A, 5.11-B, 5.11-D, 5.14-E, 5.14-H). Los músculos remotores de la maxila poseen su inserción en las maxilas y zona ventral de la cápsula cefálica (Fig. 5.11-A). Por su parte, las inserciones de los músculos faríngeos se encuentran en la faringe y zonas dorsal y ventral de la cabeza, y brazos posteriores del tentorio (estos últimos son los tentorio-faríngeos) (Figs. 5.11-B, 5.14-D). Por último, los músculos elevadores

cefálicos se insertan en los brazos anteriores del tentorio y la zona occipital de la cápsula cefálica y en el protórax (Figs. 5.11-A, 5.11-B, 5.11-D, 5.12) (estos dos tipos de músculos son los que dan esa gran movilidad a la cabeza y les permite incluso moverla hacia arriba superando la vertical).

En el tórax, además de la musculatura que une cabeza y tórax, existe musculatura intersegmentaria entre pro-, meso- y metatórax. Se identifica rápidamente también la musculatura de las patas, muy desarrollada, especialmente las del tercer par (Figs. 5.11-D, 5.12-A). En estos apéndices, se han observado músculos remotores del fémur con inserciones en tórax y fémur (Fig. 5.11-D), y músculos flexores y extensores de las tibias con inserciones en fémur y tibia/tibio-tarso (Fig. 5.11-D).

En el abdomen, pueden observarse haces musculares en las zonas dorsal y ventral, que son intersegmentarios (Figs. 5.11-C, 5.11-D, 5.12); estos haces musculares son los que permiten a estas larvas que se entieren de forma tan eficaz con movimientos abdominales.

Asimismo, existe musculatura asociada al último segmento abdominal (segmento X). Este segmento es retráctil, y dicha musculatura le permite evaginarse e invaginarse; existiendo músculos protractores y retractores (Fig. 5.11-C).

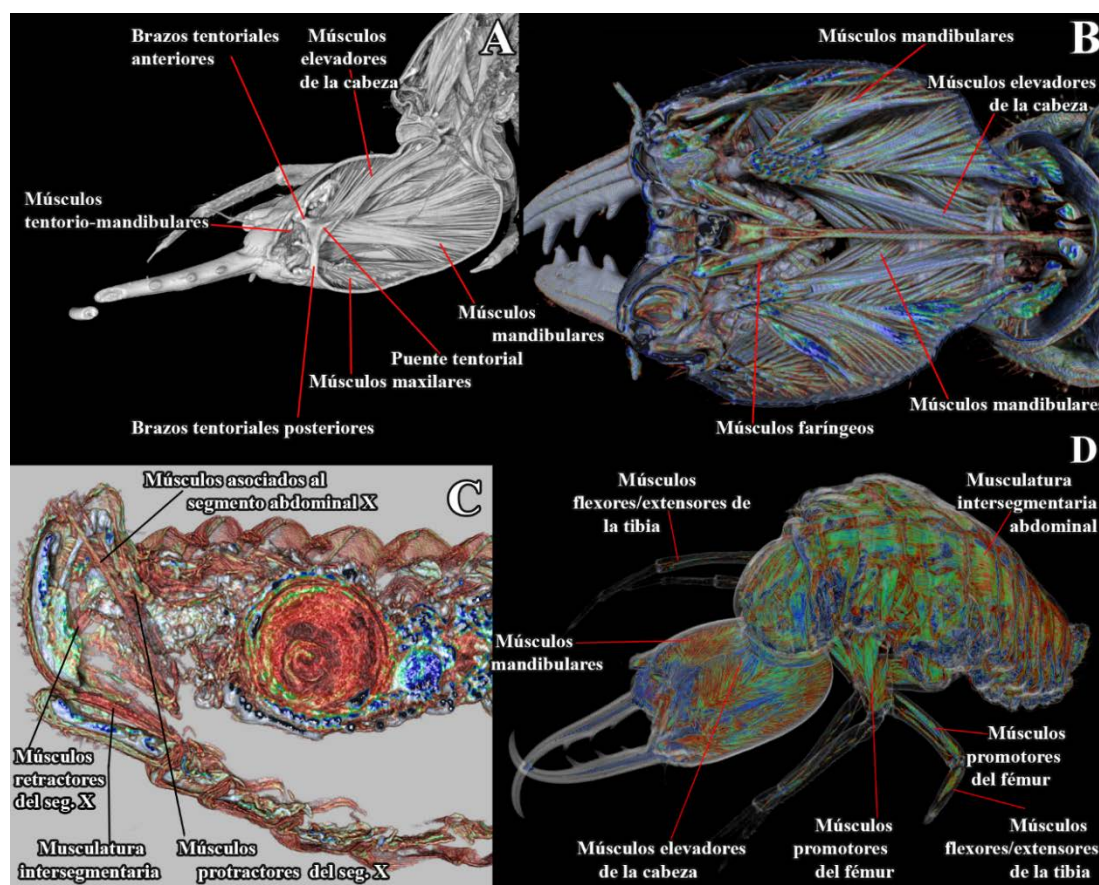


Figura 5.11. Musculatura de la larva de *S. baetica*. A: corte sagital de la cabeza, vista lateral; B: corte longitudinal de la cabeza, vista ventral; C: corte sagital del abdomen, vista lateral; D: vista latero-dorsal del ejemplar. Imágenes obtenidas a partir CTVox.

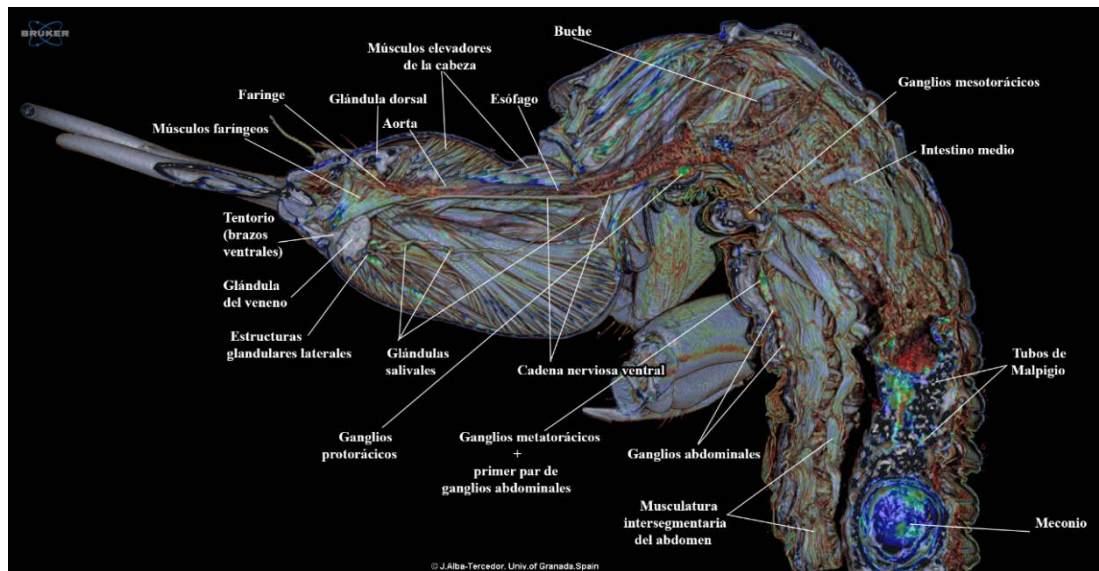


Figura 5.12. Imagen de un corte sagital de cabeza, tórax, y primeros siete segmentos abdominales de la larva de *S. baetica*. Imágenes obtenidas a partir CTVox.

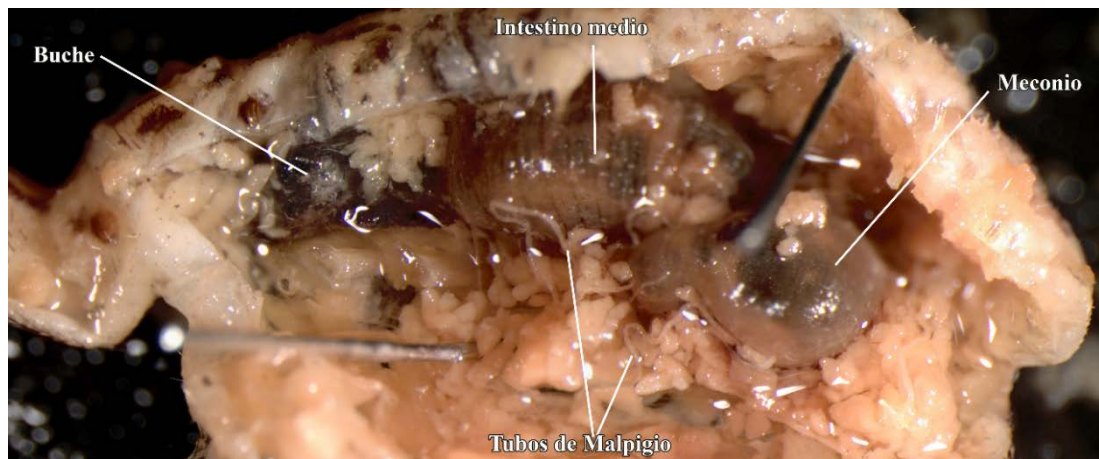


Figura 5.13. Imagen de una disección tradicional en la que se observa la cavidad abdominal con parte de los aparatos digestivo y excretor de la larva de *S. baetica*.

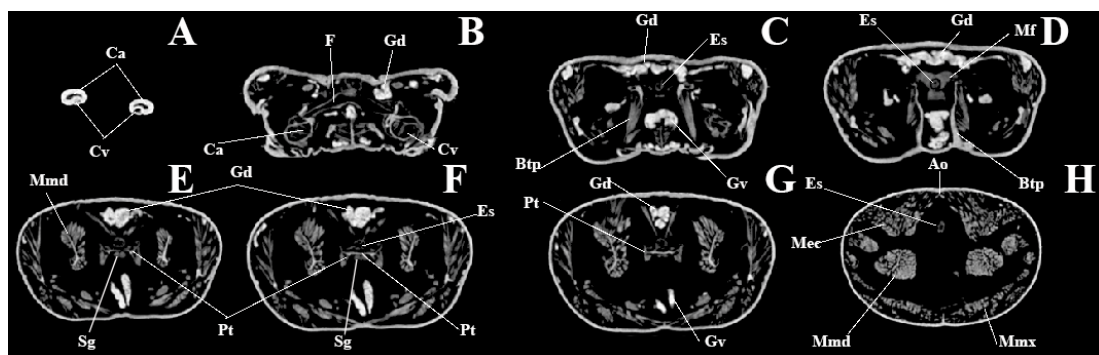


Figura 5.15. A-H: cortes transversales realizados a diferentes alturas de la cápsula cefálica, desde las piezas mandibulares hacia la región posterior de la cabeza en la larva de *S. baetica*. Abreviaturas: Ao: aorta; Btp: brazos tentoriales posteriores; Ca: canal alimenticio; Cv: canal del veneno; Es: esófago; F: faringe; Gd: glándula dorsal; Gv: glándula del veneno; Mf: músculos faríngeos; Mmd: músculos mandibulares; Mmx: músculos maxilares; Pt: puente tentorial; Sg: ganglios subesofágicos. Imágenes obtenidas con Dataviewer.

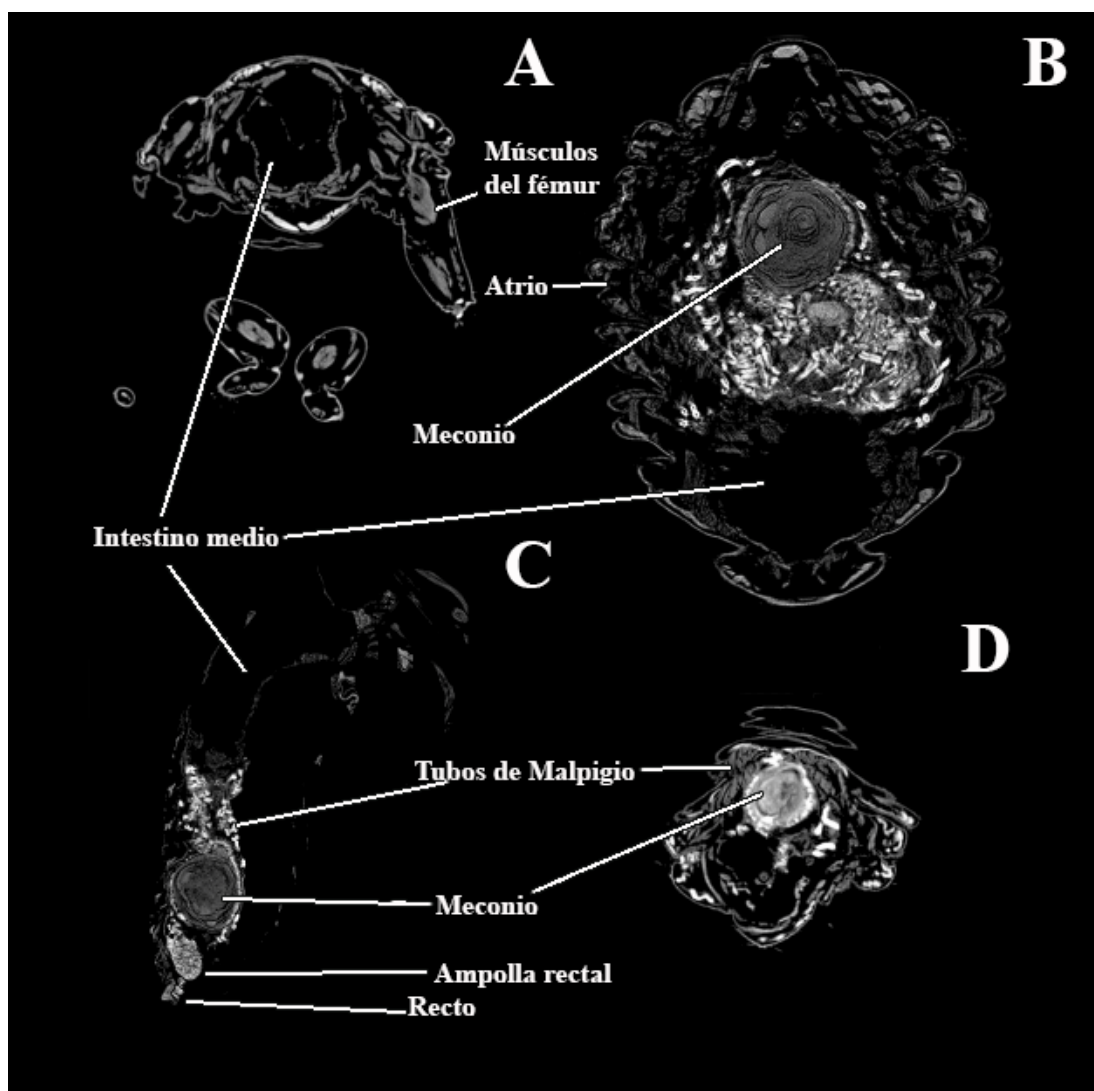


Figura 5.15. A-D: diferentes cortes de la larva de *S. baetica*. A: cortes transversales a la altura del metatórax, vista caudal; B: corte longitudinal del abdomen, vista dorso-caudal; C: corte sagital de tórax y abdomen, vista lateral; D: corte transversal realizado a la altura del segmento abdominal VII, vista caudal. Imágenes obtenidas con Dataviewer.

5.3. Discusión.

Tras los resultados obtenidos, se ha comprobado que los estudios utilizando microCT presentan numerosas ventajas frente a las técnicas tradicionales de disección, cortes y tinciones histológicas. Estas últimas son mucho más complejas de realizar, y normalmente algunas estructuras internas blandas se rompen por su difícil manejo (como los tubos de Malpigio) o son muy difíciles de observar especialmente sin tinte previo. La técnica del μ CT permite mantener intacto al ejemplar, ya que es una técnica no invasiva (Alba-Tercedor, 2014), pudiendo realizar nuevos escaneos con el mismo ejemplar, visualizar las partes que más interesen el número de veces que se desee sin que se deterioren, o utilizarlo para otro tipo de estudios incluyendo aquellos basados en datos moleculares. A partir de este trabajo, se pretenden realizar nuevos escaneos con otras especies de Myrmeleontidae para tratar de dilucidar si algunas estructuras internas son útiles y discriminativas entre especies, géneros o tribus; es decir, si pudieran importancia sistemática y/o filogenética.

Los mayores problemas encontrados en el desarrollo de esta investigación en los sistemas internos de las larvas fue identificar los ocho tubos de Malpigio presentes, interpretar el sistema respiratorio, y localizar el sistema circulatorio en la zona del vaso dorsal.

En cuanto a los tubos de Malpigio, son órganos extremadamente largos y forman una gran maraña donde es muy complicado identificar el número de ellos presente. Mediante imágenes bidimensionales obtenidas fue posible finalmente localizar el número exacto de tubos de Malpigio (ocho: seis criptonefridios y dos libres), como ya se publicó para las larvas de *Myrmeleon formicarius*, *Fulgella intermedia* y *Palpares annulatus* (Lonzinski, 1908, 1910, 1911; Doflein, 1916; Gaumont, 1973, 1976; Van Zyl y Van der Linde, 2000) y para esta misma especie (Poll, 1936). Este número total de ocho tubos de Malpigio es constante en todas las familias de neurópteros excepto en Coniopterygidae con seis y Osmylidae con siete. La relación de criptonefridios/tubos de Malpigio libres sólo varía para el resto de familias de neurópteros en pocas excepciones, siendo los criptonefridios una clara adaptación a evitar la pérdida de agua en especies de vida terrestre, ya que las larvas acuáticas de neurópteros los tienen en número muy reducido o ausentes: un solo criptonefridio en Sisyridae y ninguno en Nevrothidae (Gaumont, 1973, 1976).

El resto del aparato digestivo ha sido sencillo de interpretar y se corresponde con lo observado en la misma especie por Poll (1936). Para otras especies de Myrmeleontidae donde se ha estudiado el sistema digestivo, lo observado aquí también es similar a lo descrito (Lonzinski, 1908, 1910, 1911; Doflein, 1916; Gaumont, 1973; 1976; Van Zyl y Van der Linde, 2000). Los canales alimenticios y de veneno que aparecen entre las piezas mandibulares y maxilares son una característica común de este orden (Meinert, 1879; Lonzinski, 1908, 1910, 1911; Wundt, 1961; Rousset, 1966; Gaumont, 1973, 1976; New, 1989; Van Zyl y Van der Linde, 2000; Beutel *et al.*, 2010a), si bien en Sisyridae y Osmylidae las mandíbulas y maxilas son independientes y extraordinariamente largas y flexibles (Gaumont, 1965). Asimismo, el intestino medio (mesodeo) no está conectado con el posterior (proctodeo), como rasgo común del orden, por lo que se alimentan de sustancias líquidas (ya que esta circunstancia no podría ser tolerada por animales que se alimentaran de sustancias sólidas). El cibario está muy desarrollado y tiene forma de triángulo en la larva estudiada, como ocurre en *Myrmeleon formicarius* (Gaumont, 1973; New, 1989); en otros grupos de neurópteros

la forma varía (Gaumont, 1976). El resto del aparato digestivo no parece diferir con otras larvas de la familia y el orden en las que existe información (Gaumont, 1976; Van Zyl y Van der Linde, 2000).

El sistema nervioso central se ha observado con facilidad en las imágenes obtenidas. En lo que respecta a la región cefálica, el cerebro es similar en todas las larvas de neurópteros, presentando una forma bilobulada compacta compuesta de proto-, deuto- y tritocerebro (Withicombe, 1925; Rousset, 1966; Niven *et al.*, 2008; Beutel *et al.*, 2010a). También ocurre esto en larvas de órdenes afines como Raphidioptera (Beutel y Ge, 2008) y Megaloptera (Krauss, 1884; Beutel y Friedrich, 2008; Niven *et al.*, 2008). Además, existen quiasmas ópticos y ganglios subesofágicos, como ya se indicara para larvas de *Myrmeleon formicarius* (Doflein, 1916), *Palpares libelloides* (Cazal, 1948) y *Euroleon nostras* (LeFaucheux, 1959, 1971); y, al menos, también en Coniopterygidae, Hemerobiidae, Chrysopidae y Nevrothidae (Withicombe, 1925; Rousset, 1966; Beutel *et al.*, 2010a), y en grupos afines como Raphidioptera y Megaloptera (Krauss, 1884; Beutel y Ge, 2008; Beutel y Friedrich, 2008; Niven *et al.*, 2008).

La disposición de los ganglios pro- y mesotorácicos libres y el metatorácico fusionado con el primer ganglio abdominal, y la cadena nerviosa ventral desplazada a la zona anterior del abdomen donde se concentran todos los ganglios abdominales y donde los de los segmentos VIII, IX y X están fusionados, se ha observado en todos los miembros de la familia Myrmeleontidae estudiados (Doflein, 1916; Cazal, 1948; LeFaucheux, 1959, 1971). En otras familias de neurópteros, esta disposición de los ganglios torácicos y abdominales no es igual (Withicombe, 1925; Niven *et al.*, 2008), siendo la concentración de los ganglios abdominales diversa al menos en las familias Coniopterygidae y Hemerobiidae. En disecciones tradicionales es realmente complicado visualizar e interpretar la morfología y posición de estos ganglios.

El tentorio es una estructura muy desarrollada en estas larvas, presentando forma de 'H', como ya se indicó en Saffré (1957). No existe demasiada información sobre la esta estructura en otras especies de la familia, exceptuando lo indicado por Rousset (1966) para *Myrmeleon*, donde también se afirma que esta especie posee el tentorio tiene esta forma de 'H'. En larvas de otras familias de neurópteros como Osmylidae, Chrysopidae, Coniopterygidae, o Nevrothidae (Rousset, 1966; Beutel *et al.*, 2010a) la forma parece ser también en 'H'; aunque la localización y orientación de la estructura varía, al igual que varía el tamaño y forma del puente tentorial y los brazos tentoriales anteriores y posteriores. Zimmermann *et al.* (2011) realizaron un trabajo en el que comparaban las diferentes formas que adopta esta estructura dentro de los adultos del orden Neuroptera, demostrando que en los imagos de las distintas familias del orden existe gran diversidad.

Las glándulas en la región cefálica son difíciles de identificar y aislar mediante técnicas tradicionales de disección, mientras que con las reconstrucciones tridimensionales se localizan de inmediato, no sólo por su gran desarrollo sino también por la densidad que presentan en el escaneo, que es bastante diferente al resto de estructuras. Han sido identificadas la glándula del veneno, la glándula dorsal, las estructuras glandulares salivales, y un par de estructuras glandulares laterales a la glándula del veneno (que podrían ser reservorios). Los tres primeros tipos han sido identificados en larvas de *Myrmeleon* en varias ocasiones (Lozinski, 1908; Gaumont, 1973, 1976), mientras que las glándulas laterales solamente se han citado en Gaumont

(1976). Estas estructuras glandulares han sido llamadas ‘glándula cavitaria’ para varias familias de neurópteros por Gaumont (1973, 1976), poniendo en duda si realmente se trata de glándulas; y ‘glándula lateral’ para la familia Osmylidae por Wundt (1961). En otras larvas de neurópteros parecen estar todas presentes (Wundt, 1961; Rousset, 1966; Gaumont, 1976; Beutel *et al.*, 2010a), exceptuando en las larvas de Sisyridae donde ni la del veneno ni las dos laterales parecen existir (Gaumont, 1976). La alimentación de las larvas de Sisyridae, basada en esponjas de agua dulce, puede ser la razón de la ausencia de este tipo de glándulas. En larvas de Nevrothidae, también a partir de reconstrucciones utilizando microCT se han localizado los cuatro tipos (Beutel *et al.*, 2010a).

El sistema circulatorio fue sencillo de localizar en la región anterior, como ha sucedido en otro estudio mediante estas técnicas en larvas de otra familia de neurópteros como Nevrothidae (Beutel *et al.*, 2010a), aunque requirió un estudio más intenso identificar en el abdomen el vaso dorsal. No difiere en lo que se conoce en larvas de otras familias de neurópteros o familias afines (Rousset, 1966; Beutel *et al.*, 2010a); destaca el trabajo de Selman (1965) que trató el sistema circulatorio de *Sialis* identificando dos partes: corazón abdominal (en los segmentos I-VIII) y aorta torácica describiendo la circulación completa. Cuando los ejemplares no están vivos, el vaso circulatorio dorsal, debido a su naturaleza membranosa, queda reducido y colapsa, de ahí el problema para visualizarlo con estos métodos. En disecciones tradicionales la dificultad es mayor, probablemente por ello se han realizado tan pocos estudios sobre el sistema circulatorio en larvas de neurópteros.

El sistema respiratorio observado en esta especie es el típico sistema traqueal presente en todas las larvas terrestres de Neuroptera (New, 1989). Las larvas acuáticas estudiadas de la familia Sysiridae presentan un sistema respiratorio peculiar denominado branquio-traqueal (Gaumont, 1966), reemplazado en la metamorfosis por un sistema traqueal de espiráculos típico; y las larvas de la familia Nevrothidae carecen de espiráculos traqueales, por lo que la respiración parece darse por la superficie corporal (Gaumont, 1976). Mediante los métodos tradicionales de estudio de morfología interna, resulta prácticamente imposible identificar las tráqueas si no se usan cortes histológicos; mientras que el tipo de imágenes obtenidas en este estudio con μ CT permite visualizar rápidamente las tráqueas.

La musculatura se encuentra muy desarrollada en las larvas estudiadas; es fácil de visualizar en las reconstrucciones realizadas por su textura en haces, su densidad y su tamaño. Lo encontrado en este estudio no difiere con lo descrito para la musculatura general de todo el cuerpo en *Euroleon nostras* por Sundermeier (1940) y Korn (1943), ni lo descrito por Stitz (1909) o Lozinski (1911) y Doflein (1916) para la musculatura asociada al segmento abdominal X también para *Euroleon nostras*.

Como se puede comprobar, la morfología y anatomía internas de las larvas de Myrmeleontidae no ha sido tratada con profundidad en numerosas ocasiones, probablemente debido a la dificultad que entraña realizar mediante métodos tradicionales estudios sobre este tema. Se resalta así la gran importancia que pueden tener las técnicas utilizadas aquí, representando una innovadora herramienta para tratar de esclarecer la falta de información que sigue existiendo en la morfología interna y externa de este tipo de larvas y de otros muchos tipos de animales.

Históricamente, la morfología ha jugado un papel clave en la filogenia animal, y también ha sido la herramienta utilizada para clasificar a la familia Myrmeleontidae dentro del orden Neuroptera. Sin embargo, la llegada de técnicas moleculares, con un gran desarrollo en los últimos tiempos, ha dejado en muchos casos relegada a la morfología e incluso ha sido considerada por algunos autores como ‘ciencia pasada de moda’. La gran cantidad de datos en tiempos muy cortos, unido a que cada vez son más baratas las técnicas basadas en muestras moleculares, ha incrementado todavía más este proceso. Sin embargo, la morfología debe ser considerada como herramienta indispensable, principalmente porque sin su conocimiento y estudio no pueden interpretarse la expresión de los genes; la expresión de fenotipos morfológicos es el resultado de mecanismos moleculares. Por ello, se debe tener siempre presente que el conocimiento de la morfología dota de sentido a los árboles filogenéticos, y se deben usar ambas herramientas conjuntamente para poder interpretar las relaciones filogenéticas. Esta visión integradora parece estar en auge los últimos años (Friedrich y Beutel, 2008; Greco *et al.*, 2008; Beutel *et al.*, 2011; Giribet, 2015; Wanninger, 2015) y está siendo aplicada en una gran variedad de grupos animales (por ejemplo, Beutel *et al.*, 2011; Martínez *et al.*, 2014; Di Domenico *et al.*, 2014; Sánchez *et al.*, 2016). Las nuevas técnicas micro-morfológicas, entre las que se encuentra la microtomografía computarizada, están tomando el relevo de técnicas más tradicionales de estudio. La técnica no invasiva del μ CT probablemente podrá aportar información novedosa y comparativa sobre la morfología interna de diversas especies que han generado históricamente controversia, además de que pueden incluso ser utilizados ejemplares antiguos preservados en museos (ejemplo Fernández *et al.*, 2014). Consecuentemente, nuevos datos suplementarios podrán ser incorporados para análisis más complejos, y observaciones y estudios mediante esta técnica podrían ayudarnos a realizar estudios filogenéticos.

6. CAPÍTULO 6. APROXIMACIÓN A LA FILOGENIA DE LA FAMILIA MYRMELEONTIDAE BASADO EN ESPECIES DE LA PENÍNSULA IBÉRICA E ISLAS BALEARES.

6.1. Antecedentes y comentarios previos.

En la actualidad, la filogenia dentro de Myrmeleontidae dista mucho de estar resuelta, pese a que tanto la monofilia de esta familia, como la relación de ésta con otras familias de neurópteros cercanas formando los Myrmeleontiformia (Ascalaphidae, Nemopteridae, etc.) han sido mostradas tanto por análisis con información morfológica (Aspöck *et al.*, 2001 b; Zimmermann *et al.*, 2001; Aspöck, 2002; Aspöck y Aspöck, 2008; Beutel *et al.*, 2010a; Randolph *et al.*, 2013, 2014; Badano *et al.*, 2016a), como molecular (Haring y Aspöck, 2004; Yan *et al.*, 2014), o ambas combinadas (Aspöck *et al.*, 2003; Winterton, 2003; Winterton *et al.*, 2010). Pese a la gran cantidad de intentos de establecer grupos basales, ya sean tribus o subtribus (por ejemplo: Markl, 1954; Stange, 1967, 1970a, 2004; Hölzel, 1972; Willmann, 1977; New, 1982a; etc.; ver Introducción), existen pocos trabajos en los que se haya tratado la clasificación o filogenia de Myrmeleontidae mediante análisis de información morfológica o molecular. Stange (1994) trató de estudiar la relación de parentesco entre diferentes tribus mediante el análisis cladístico de caracteres morfológicos; a pesar de que recupera la monofilia de la tribu Brachynemurini, la codificación de caracteres fue realizada a nivel tribal para la mayoría de tribus (no para especies o géneros) y asumiendo a priori como válidas las tribus que él consideraba (Stange y Miller, 1990; Stange, 1994). Por su parte, El-Hamoley *et al.* (2000) realizaron un análisis cladístico con 40 especies egipcias de la familia, utilizando 48 caracteres morfológicos, algunos basados en coloración, y sugiriendo la clasificación de los taxones egipcios en tres subfamilias. En Mirmoayedi *et al.* (2012), se utilizó únicamente información molecular analizada mediante parsimonia para estudiar el parentesco entre una serie de especies presentes en Irán. Más recientemente, Badano *et al.* (2016a) han realizado un análisis filogenético para Myrmeleontiformia basándose únicamente en caracteres larvarios, empleando diversos taxones de la familia Myrmeleontidae y estableciendo la monofilia tanto de la familia dentro del suborden, como de las subfamilias Stilbopteryginae, Palparinae y Myrmeleontinae.

En el presente estudio, se analizan filogenéticamente 40 especies de ocho tribus, principalmente con representantes ibero-baleáricos, en base a información molecular, morfológica y ecológica. En concreto, la información analizada para 38 especies es tanto de tipo molecular como morfo-ecológica (incluyendo una especie como grupo externo), mientras que para dos de las especies incluidas en el análisis sólo se pudo emplear información de tipo morfo-ecológica.

El grupo externo empleado es *Stilbopteryx costalis* Newman, 1838, una especie de hormiga-león de la subfamilia Stilbopteryginae que consta de sólo dos géneros (Kimmings, 1940; Riek, 1968, 1976; New, 1982a, b; Stange, 2004). Esta subfamilia, presente exclusivamente en Australia, ha sido considerada como una familia independiente durante mucho tiempo, aunque actualmente la mayoría de autores

especulan con que se trata de una subfamilia ancestral de Myrmeleontidae, debido a diversos caracteres plesiomórficos (New, 1986, 1989; Stange, 2004).

Los resultados obtenidos en los análisis filogenéticos realizados son representados, explicados y discutidos en este capítulo. Además, se comenta y discute la transformación de los caracteres morfológicos y de comportamiento de las especies incluidas en el análisis, así como las implicaciones filogenéticas que los resultados pudieran tener a nivel sistemático. Las particiones moleculares y la partición morfo-ecológica fueron analizadas independientemente, y combinadas en un análisis de evidencia total. La partición morfo-ecológica fue analizada mediante parsimonia, mientras que los datos moleculares (cada uno de los genes individualmente y en combinación), y la matriz de evidencia total fueron analizados mediante métodos basados en modelos (bayesiano y máxima verosimilitud) (ver Material y métodos).

6.2. Matriz de caracteres.

Como datos morfo-ecológicos se emplearon 28 caracteres, de los cuales 13 son relativos a la fase de imago y 15 a las fases larvarias. De todos ellos, 26 son binarios y dos son multiestado. Pese a que en fases preliminares de este estudio se empleó un número más elevado de caracteres, muchos de ellos se eliminaron al no contener información relevante debido a su alto grado de variación (homoplasia) o a ser recuperados como autopormofías de una sola especie. Para los caracteres larvarios de *Palpares hispanus*, *Brachynemurus sackeni*, *Brachynemurus abdominalis*, *Scotoleon yavapai* y *Stilbopteryx costalis*, se ha asumido la información conocida para los estadios larvarios de sus respectivos géneros, aunque no estén específicamente descritas las larvas de estas especies (Riek, 1976; New, 1982b; Stange y Miller, 1990; Stange, 2004; Badano *et al.*, 2016a). La lista de caracteres empleados se aporta a continuación, con la codificación para cada uno y algunos comentarios sobre ellos.

Caracteres de los imagos.

Carácter 1. Venas transversales del campo costal de las alas anteriores. (0): formando una sola fila de celdillas; (1): formando dos filas de celdillas (ver Fig. 1.2, 2.1).

Generalmente, entre las venas costal y subcostal existen venillas transversales perpendiculares que crean una fila de celdillas. Sin embargo, en determinados taxones, las venas transversales de esta zona alar se cruzan formando dos filas de celdillas en vez de una. Este carácter está presente en las especies *Acanthaclisis occitanica* y *Synclisis baetica* de las incluidas en el estudio.

Carácter 2. Vena anal 1 (1A) en alas posteriores. (0): libre; (1): fusionada con la vena cubital posterior (CuP) (ver Fig. 1.2, 2.1).

En la mayoría de los taxones de esta familia, la vena 1A en las alas posteriores se encuentra fusionada a la CuP, presentando solamente las venas anales 2 y 3 libres (2A y 3A). En este estudio solamente las dos especies de *Palpares* pertenecientes a la tribu Palparini presentan la vena 1A libre.

Carácter 3. Vena ‘recurrente’ en alas posteriores. (0): presente; (1): ausente (ver Fig. 1.2, 2.1).

En algunos géneros, la vena cubital anterior (CuA) de las alas posteriores se curva hacia arriba agudamente en su unión con la rama posterior de la vena mediana posterior 2 (Mp2) para formar la característica ‘vena recurrente’. Es un carácter típicamente diagnóstico de las especies de la tribu Palparini, en este estudio representadas por dos especies del género *Palpares*.

Carácter 4. *Pilulla axilaris*. (0): ausente; (1): presente (ver Fig. 1.4).

Se trata de un lóbulo basal situado en el ala posterior de los machos de algunas especies de Myrmeleontidae que está asociado a una glándula, probablemente relacionada con feromonas sexuales. Dentro de una misma tribu, e incluso un mismo género, puede estar presente o no según especies (como ocurre en las especies del género *Myrmeleon*). Para las especies de *Brachynemurus* y *Scotoleon yavapai*, se siguió a Stange (1994), que indica que está presente en las especies de *Brachynemurus* y ausente en *Scotoleon yavapai*, mientras que para *Stilbopteryx costalis* se siguió a Kimmins (1940) y New (1989).

Carácter 5. Envergadura de alas anteriores. (0) menor de 30 mm; (1): 30-40 mm; (2): mayor de 40 mm.

Medida tomada desde la base de las alas anteriores hasta su ápice.

Carácter 6. Pronoto en adultos. (0): más ancho que largo; (1): igual de largo que ancho (ver, por ejemplo Fig. 2.7).

Pocas especies presentan el pronoto igual de largo que ancho (cuadrangular), en lugar de más largo que ancho (alargado). De las especies incluidas en el estudio, tan sólo las dos especies del género *Palpares* y *Stilbopteryx costalis* muestran el pronoto cuadrangular.

Carácter 7. ‘Setas sensoriales’ en el fémur de los adultos. (0): ausente; (1): presente (ver Fig. 1.1-B).

Se trata de una serie de setas muy alargadas situadas en la superficie dorsal del tercer par de patas. Dentro de este estudio, las ‘setas sensoriales’ están ausentes en las especies de *Palpares* y *Stilbopteryx costalis* (según Stange (1994; 2004)).

Carácter 8. Origen de la vena cubital posterior (CuP) en alas anteriores. (0): anterior o a la altura de las venas trasversales basales; (1): hacia la parte distal de la vena Mediana-cubital (M-Cu) (o vena CuP obsoleta) (Fig. 1.9-B).

El origen de esta vena más allá de las venas trasversales basales sólo se da, entre las especies analizadas aquí, en *Brachynemurus* y *Scotoleon yavapai*, aunque el carácter también está presente en las especies de otras tribus no analizadas aquí como Gnopholeontini o Lemolemini.

Carácter 9. Recorrido de las venas CuP+A1 respecto al margen alar en alas anteriores. (0): convergente hacia el margen alar; (1): paralelo al margen alar cierta distancia antes de converger (ver Fig. 2.1, 2.3).

En general, en todas las especies de la familia el recorrido de la vena CuP+A1 (o de ambas venas libres en el caso de *Palpares*) en las alas anteriores tiende a

converger desde su nacimiento hacia el margen inferior. Sin embargo, en el género *Creoleon*, esta vena transcurre más o menos paralela al margen alar durante cierta distancia antes de converger.

Carácter 10. Origen del sector del radio en alas posteriores. (0): cerca de la base del ala, antes del origen de la ramificación media; (1): distal a la ramificación media (ver Fig. 2.1, 2.3).

Según Tillyard (1915) y los análisis morfológicos de Stange (1994) basados en tribus, la condición plesiomórfica de este carácter es que el origen de esta vena esté cerca de la base alar. En las especies *Acanthaclisis occitanica*, *Synclisis baetica*, *Myrmecaelurus trigrammus*, *Solter liber*, las especies del género *Myrmeleon*, *Euroleon nostras*, *Hagenomyia tristis* y *Scotoleon yavapai*, el nacimiento de esta vena se ha alejado de la base de las alas posteriores y aparece posteriormente a la ramificación de las venas medianas posteriores (ramificación media).

Carácter 11. Lóbulo postventral en el ectoprocto de los machos. (0): ausente; (1): presente (ver Fig. 1.5-A).

Algunos taxones presentan un alargado lóbulo en el ectoprocto que puede observarse a simple vista en forma de dos cercos en el extremo abdominal generalmente. Estas estructuras son muy sencillas de identificar.

Carácter 12. Quetotaxia de la gonapófisis lateral de las hembras. (0): setas excavadoras débil a moderadamente desarrolladas, nunca más largas que la anchura de la gonapófisis; (1): setas excavadoras largas, curvadas hacia abajo, más largas que la anchura de la gonapófisis (ver Fig. 1.6-D, 1.6-E).

Todas las hembras de las especies incluidas en el presente estudio presentan setas excavadoras en la gonapófisis lateral (hay especies de esta familia que carecen de ellas, pero ninguna presente en estos análisis). Estas setas suelen ser relativamente cortas y estrechas, pero en *Acanthaclisis occitanica*, *Synclisis baetica*, y *Myrmecaelurus trigrammus* alcanzan un gran desarrollo, siendo largas y robustas. Se sigue a Stange (1994, 2004) para las especies de *Brachynemurus*, *Scotoleon yavapai*, y *Stilbopteryx costalis*.

Carácter 13. Gonapófisis posterior de las hembras. (0): en forma de placa; (1): alargada; (2): inflada o ampliamente agrandada (ver Fig. 1.6-D, 1.6-E).

Utilizando aquí la misma nomenclatura propuesta por Stange (1994, 2004) para las piezas de la genitalia femenina, las estructuras denominadas por este autor gonapófisis posteriores, situadas subterminalmente en el abdomen, muestran diferente forma. En este estudio, las dos especies de *Palpares* presentan dichas estructuras en forma de placa; mientras que *Tricholeon relictus* y *Dendroleon pantherinus* las presentan en forma globosa; y el resto de especies estudiadas tienen estas estructuras alargadas. Se sigue a Stange (1994, 2004) para las especies de *Brachynemurus* y *Scotoleon yavapai*, y *Stilbopteryx costalis*.

Caracteres larvarios.

Carácter 14. Longitud de los palpos labiales. (0): Tan largos o más largos que la anchura basal de la mandíbula; (1): más cortos que la anchura basal mandibular (ver Fig. 1.7-B).

La longitud que presentan los segmentos del palpo puede ser mayor o menor a la anchura de la base mandibular. Este carácter ha sido utilizado en trabajos de descripción y revisión de estadios larvarios para la diagnosis de las larvas, especialmente a nivel de tribu (Acevedo *et al.*, 2014; Badano y Pantaleoni, 2014).

Carácter 15. Espiráculos mesotorácicos. (0): sésiles; (1): pedunculados (ver Fig. 1.11).

Los espiráculos mesotorácicos presentes en las larvas pueden presentar una forma alargada y llegar a formar un pedúnculo, o carecer de ese pedúnculo y ser más ensanchados. Este carácter parece ser constante dentro de cada tribu.

Carácter 16. Patas posteriores. (0): similares a las anteriores; (1): presentan una torsión.

El estado del carácter con torsión está presente en las especies de la tribu Myrmeleontini, aparentemente como resultado de la adaptación a moverse únicamente hacia atrás para fabricar sus famosas trampas de caída en forma de cono de manera más eficiente, y que solamente les permite moverse hacia atrás. En este estudio, la otra especie fuera de esta tribu que fabrica estas trampas (*Myrmecaelurus trigrammus*) no presenta este carácter.

Carácter 17. Esternito abdominal VIII. (0): sin procesos odontoides; (1): con procesos odontoides (ver Fig. 1.12).

Estas estructuras están presentes en las familias Myrmeleontidae y Ascalaphidae de los Myrmeleontiformia. Parece ser una estructura que les ayuda a anclarse en la superficie del suelo o a mantenerse enterrados. Sin embargo, no todas las especies de hormigas-león la poseen, estando ausente entre las especies de este estudio en *Tricholeon relictus*, *Dendroleon pantherinus*, *Myrmecaelurus trigrammus*, *Acanthaclysis occitanica*, *Synclisis baetica*, *Brachynemurus abdominalis*, *Brachynemurus sackeni*, y *Scotoleon yavapai*, y al grupo externo *Stilbopteryx costalis*.

Carácter 18. Mandíbula. (0): plana; (1): curvada hacia arriba (ver Fig. 3.2-C).

Las mandíbulas de las larvas de Myrmeleontidae suelen ser aplanadas; sin embargo, en algunos taxones están ligeramente curvadas hacia arriba, incluyendo las de *Tricholeon relictus*, *Dendroleon pantherinus*, y *Nemoleon notatus* analizadas aquí. Ésta última es la única especie de Nemoleontini con este rasgo.

Carácter 19. Fabricación de trampas de caída en forma de cono. (0): ausente; (1): presente.

A pesar de ser icónicas de las hormigas león, sólo algunas tribus y géneros de la familia producen trampas en forma de cono, siendo las larvas de Myrmeleontini las que más han perfeccionado esta técnica. Además de los representantes de esta tribu,

de las especies incluidas en el estudio, también fabrica estas trampas la especie *Myrmecaelurus trigrammus*.

Carácter 20. Estructuras en el extremo abdominal. (0): ausentes; (1): presentes (ver Fig. 1.12).

Casi todas las tribus presentan algún tipo de estructura en el extremo abdominal que les ayuda a mover el sustrato o excavar en él para enterrarse. Únicamente carecen de algún tipo de estructura de este tipo dentro de las analizadas aquí las especies *Acanthaclisis occitanica*, *Synclisis baetica*, *Tricholeon relictus* y *Dendroleon pantherinus*.

Carácter 21. Presencia de rastrillos o fossoria en el extremo abdominal. (0): fossoria; (1): rastrillos (ver Fig. 1.12).

Existen dos tipos de estructuras en el extremo abdominal (carácter 20): rastrillos, que son dos prolongaciones de la superficie abdominal en forma de paletas con setas excavadoras en los extremos; y *fossoria*, estructuras triangulares mucho más esclerotizadas y sin setas excavadoras en el extremo, presentes únicamente en las especies del género *Palpares* de las aquí estudiadas. El carácter es inaplicable para aquellas especies sin estructuras abdominales (carácter 20).

Carácter 22. Orientación de los dientes mandibulares. (0): dientes paralelos; (1): dientes orientados en diferentes ángulos (ver Fig. 1.7, 3.1, 3.29, 3.33).

Aunque los dientes mandibulares suelen ser paralelos entre sí, en este estudio las especies *Palpares hispanus*, *Palpares libelluloides*, *Myrmecaelurus trigrammus*, *Brachynemurus abdominalis*, *Brachynemurus sackeni*, *Scotoleon yavapai*, y *Acanthaclisis occitanica* presentan diferentes ángulos en la orientación de sus dientes. El resto de especies presentan los dientes paralelamente orientados.

Carácter 23. Longitud de los dientes mandibulares. (0): aumentan en longitud desde el diente basal al diente apical, siendo este último el de mayor tamaño; (1): diente distal menor que el diente medio (ver Fig. 1.7).

La mayoría de géneros presentan una dentición en la que los dientes aumentan en tamaño progresivamente, siendo el diente distal el de mayor tamaño. Sin embargo, en las especies *Palpares hispanus*, *Palpares libelluloides*, *Myrmecaelurus trigrammus*, *Solter liber*, *Brachynemurus abdominalis*, *Brachynemurus sackeni* y *Scotoleon yavapai* de entre las aquí presentes, el diente medio es el de mayor tamaño. Cabe indicar, que de las dos especies estudiadas de la tribu Acanthaclisini, *Acanthaclisis occitanica* presenta el diente medio como el de mayor tamaño, mientras que en *Synclisis baetica* el tamaño de los dientes aumenta progresivamente hasta el diente distal.

Carácter 24. Quetotaxia en mesotórax. (0): sin setas especializadas en mesonoto; (1): con un penacho de largas setas en mesonoto (ver Fig. 3.2).

En las especies *Tricholeon relictus* y *Dendroleon pantherinus*, ambas de la tribu Dendroleontini, la presencia de este penacho de setas es uno de los caracteres más importantes para su rápida identificación.

Carácter 25. Dolichaster. (0): ausentes; (1): presentes (ver Fig. 1.13).

Es un tipo de seta en forma de basto, más ancho en el ápice que en su base, que presentan las larvas de algunos géneros en las familias de Myrmeleontiformia. Este carácter se codificó como “?” en algunas especies al no haber información disponible sobre ello en la bibliografía, y ante la imposibilidad de estudiar los ejemplares.

Carácter 26. Tiempo de desarrollo larvario. (0): aproximadamente tres años o menos; (1): más de tres años.

Aunque generalmente el desarrollo de estas larvas es de aproximadamente tres años, se han criado ejemplares de *Acanthaclisis occitanica* y *Synclisis baetica* durante más de cuatro años. La información para este carácter en las dos especies de *Palpares*, las dos especies de *Brachynemurus* y en *Scotoleon yavapai* no ha podido constatar, y se codificó como “?”. También en *Stilbopteryx costalis* se ha indicado un desarrollo superior a los 4 años.

Carácter 27. Segmento abdominal IX. (0): más largo que ancho; (1): más ancho que largo (ver Fig. 1.12).

Este segmento presenta forma triangular, donde la parte más ancha se encuentra en la zona que contacta con el segmento anterior en todas las especies incluidas en el análisis, excepto en las especies *Tricholeon relictus* y *Dendroleon pantherinus*, donde este segmento es alargado.

Carácter 28. Procesos setíferos mesotorácicos. (0): sésiles; (1): pedunculados o subpedunculados (ver Fig. 1.11).

Se llama así a las prolongaciones laterales del mesotórax que están cubiertas por setas alargadas y probablemente cumplen una función de anclaje a la superficie del suelo y/o para cubrirse de restos de partículas para pasar desapercibidas. Estas estructuras, al igual que los espiráculos, pueden nacer en un pedúnculo y ser alargadas, o no presentar este pedúnculo y ser relativamente anchas y móviles. El estado del carácter “sésiles” lo presentan *Acanthaclisis occitanica*, *Synclisis baetica*, *Myrmecaelurus trigrammus*, las especies del género *Myrmeleon*, *Euroleon nostras*, *Hagenomyia tristis* y *Scotoleon yavapai*. En las dos especies del género *Brachynemurus* no se ha podido comprobar este carácter y se codificó como “?”. El resto de especies, incluyendo al grupo externo, presentan procesos setíferos pedunculados.

Tabla 6.1. Caracteres y codificación de la matriz morfo-ecológica.

Especie	Caracteres																											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
<i>Palpares libelluloides</i>	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	?	?	1	1
<i>Palpares hispanus</i>	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	?	?	1	1
<i>Tricholeon relictus</i> ⁸	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	-	0	0	1	1	0	0	1
<i>Tricholeon relictus</i> ¹⁰	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	-	0	0	1	1	0	0	1
<i>Dendroleon pantherinus</i>	0	1	1	1	?	1	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	-	0	0	1	1	0	0	1
<i>Nemoleon notatus</i>	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1

<i>Creoleon lugdunensis</i>	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1
<i>Creoleon aegyptiacus</i>	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1
<i>Macronemurus appendiculatus</i>	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1
<i>Distoleon annulatus</i>	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1
<i>Distoleon tetragrammicus</i>	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1
<i>Neuroleon arenarius</i>	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1
<i>Neuroleon nemausiensis</i>	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1
<i>Neuroleon egenus</i>	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1
<i>Neuroleon ocreatus</i>	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1
<i>Megistopus flavicornis</i>	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1
<i>Gymnocnemia variegata</i>	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1
<i>Myrmecaelurus trigrammus</i>	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0
<i>Solter liber</i>	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1
<i>Acanthaclisis occitanica</i>	1	1	1	1	2	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	1	1	0	0
<i>Synclisis baetica</i>	1	1	1	1	2	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0
<i>Myrmeleon formicarius</i>	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Myrmeleon gerlindae</i>	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Myrmeleon inconspicuus</i>	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Myrmeleon hyalinus</i>	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Euroleon nostras</i>	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Hagenomyia tristis</i>	0	1	1	?	?	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Myrmeleon fasciatus</i>	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Myrmeleon carolinus</i>	0	1	1	?	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Myrmeleon alternans</i>	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Myrmeleon noacki</i>	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Myrmeleon punicanus</i>	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Myrmeleon bore</i>	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Myrmeleon mariaemathildae</i>	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Myrmeleon obscurus</i>	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Myrmeleon caliginosus</i>	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Myrmeleon almohadarum</i>	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Scotoleon yavapai</i>	0	1	1	?	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	?	?	1	0
<i>Brachynemurus sackeni</i>	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	?	?	1	?
<i>Brachynemurus abdominalis</i>	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	?	?	1	?
<i>Stilbopteryx costalis</i>	0	1	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1

6.3. Resultados.

Todos los árboles obtenidos fueron congruentes independientemente del método (parsimonia, inferencia bayesiana o máxima verosimilitud), y de la matriz empleados (molecular, morfo-ecológica, o evidencia total) (Figs 6.1, 6.2, 6.3, 6.4, 6.5, 6.6, 6.7, 6.8). En todos los análisis se han recuperado como monofiléticas las tribus Myrmeleontini, Palparini, Dendroleontini, y Brachynemurini. La posición de las especies *Solter liber* (tribu Gepini) y *Myrmecaelurus trigrammus* (tribu Myrmecaelurini) varió según el análisis. En los análisis moleculares, la tribu Acanthaclisini solamente está representada por *Synclisis baetica*, y su posición difirió en función de la matriz empleada. Al añadir la información morfo-ecológica de una segunda especie de la tribu, *Acanthaclisis occitanica*, la tribu se recuperó monofilética. Por su parte, la tribu Nemoleontini se recuperó monofilética sólo en los análisis de máxima verosimilitud de evidencia total y de parsimonia con la matriz morfo-ecológica; hallándose polifilética en los análisis bayesianos del COI y parafilética en el resto.

Se detallan a continuación los resultados obtenidos para cada análisis, comentando y representando cada árbol. Se comienza con el análisis de evidencia total por ser el más inclusivo, y proporcionar una explicación más robusta para la evolución del grupo al incluir toda la información disponible.

Los caracteres morfo-ecológicos con menor grado de homoplasia se trazaron en el árbol de evidencia total obtenido mediante máxima verosimilitud.

Análisis de evidencia total.



Figura 6.1. Resultados del análisis de evidencia total mediante inferencia bayesiana

Las topologías obtenidas en el análisis de evidencia total se mostraron congruentes, aunque con pequeñas diferencias según el método empleado (Figs. 6.1, 6.2). En ambos, el primer clado en ramificarse está formado por *Tricholeon relictus* y *Dendroleon pantherinus* (tribu Dendroleontini), siempre con máximo soporte. También en ambos análisis las especies de la tribu Myrmeleontini formaron un grupo monofilético con alto soporte (PPB=0.94, MVB=88). Asimismo, se recuperó en ambos análisis otro clado (PPB=0.84, MVB=50) formado a su vez por dos subclados: el primero con las dos especies del género *Palpares* (tribu Palparini) con el máximo soporte, y el segundo con las dos especies de *Brachynemurus* como grupo hermano de *Scotoleon yavapai* (tribu Brachynemurini) (PPB=0.99, MVB=98).

La especie *Solter liber* (tribu Gepini) se recuperó en ambos análisis como especie hermana de *Synclisis baetica* y *Acanthaclisis occitanica* (tribu Acanthaclisini) (PPB=0.89; MVB=33), que a su vez, forman un clado estable (PPB=0.99; MVB=98).

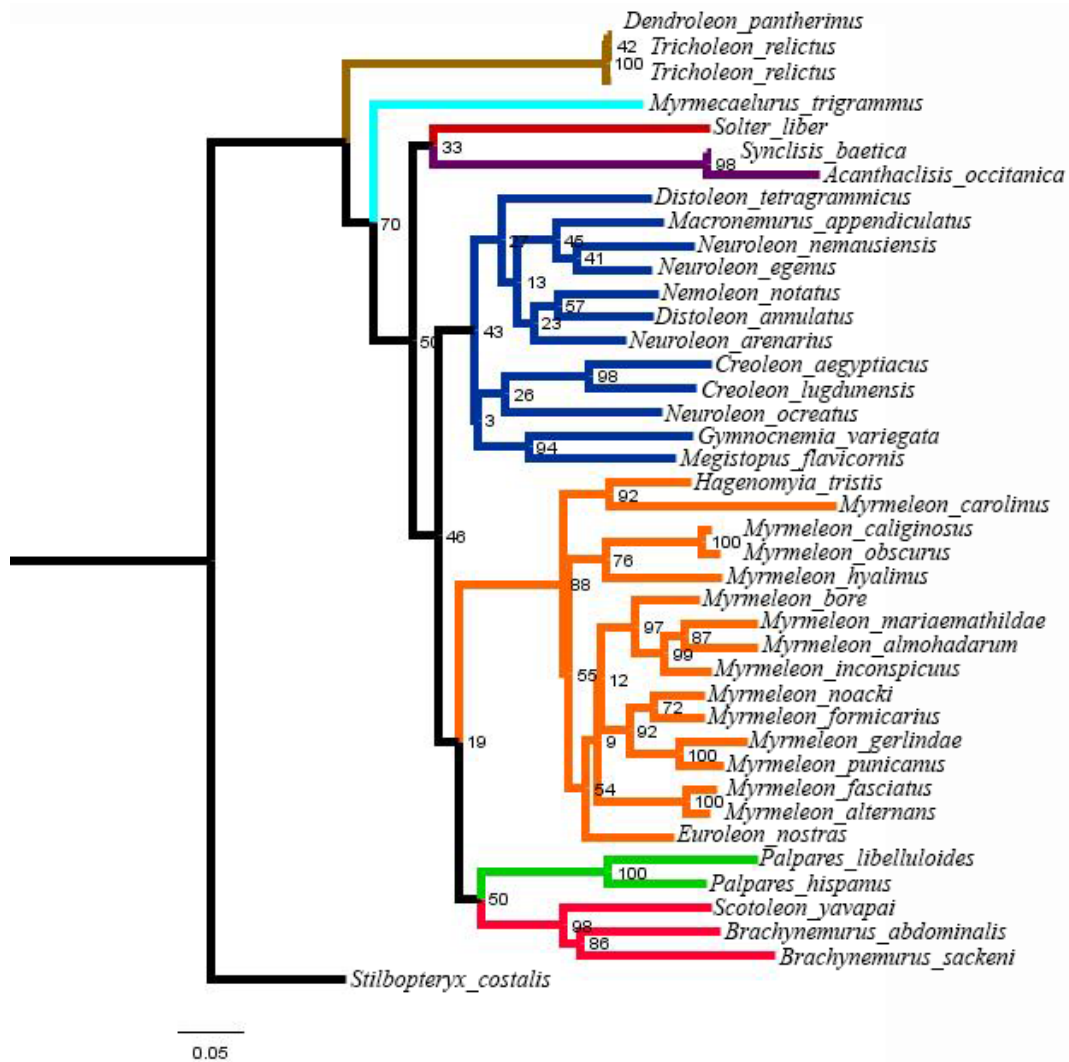


Figura 6.2. Resultados del análisis de evidencia total mediante máxima verosimilitud.

El emplazamiento del resto de especies depende del método empleado. En el análisis bayesiano, las especies de la tribu Nemoleontini se recuperan formando una politomía junto con el clado “*Myrmeleon – Euroleon nostras – Hagenomyia tristis*” (PPB=0.81); y todo este gran clado aparece como grupo hermano del clado “*Palpares – Brachynemurus sackeni*” (Palparini y Brachynemurini) (PPB=0.81). Sin embargo, en los análisis de máxima verosimilitud, las especies de Nemoleontini sí se recuperan monofiléticas pero con bajo soporte (MVB=43). Este clado se recuperó a su vez como grupo hermano (MVP=46) de un gran clado con dos subclados (MVB=19): “*Palpares – Brachynemurus sackeni*” (Palparini y Brachynemurini) y “*Myrmeleon – Euroleon nostras – Hagenomyia tristis*” (Myrmeleontini).

Por último, *Myrmecaelurus trigrammus* se recupera en el análisis bayesiano como hermana de las dos especies de *Creoleon* pero con bajo soporte (PPB=0.60); mientras que en el análisis de máxima verosimilitud se recupera tras el clado “*Tricholeon relictus – Dendroleon pantherinus*” (Dendroleontini) como grupo hermano del resto de especies (MVB=70).

Análisis morfo-ecológicos.

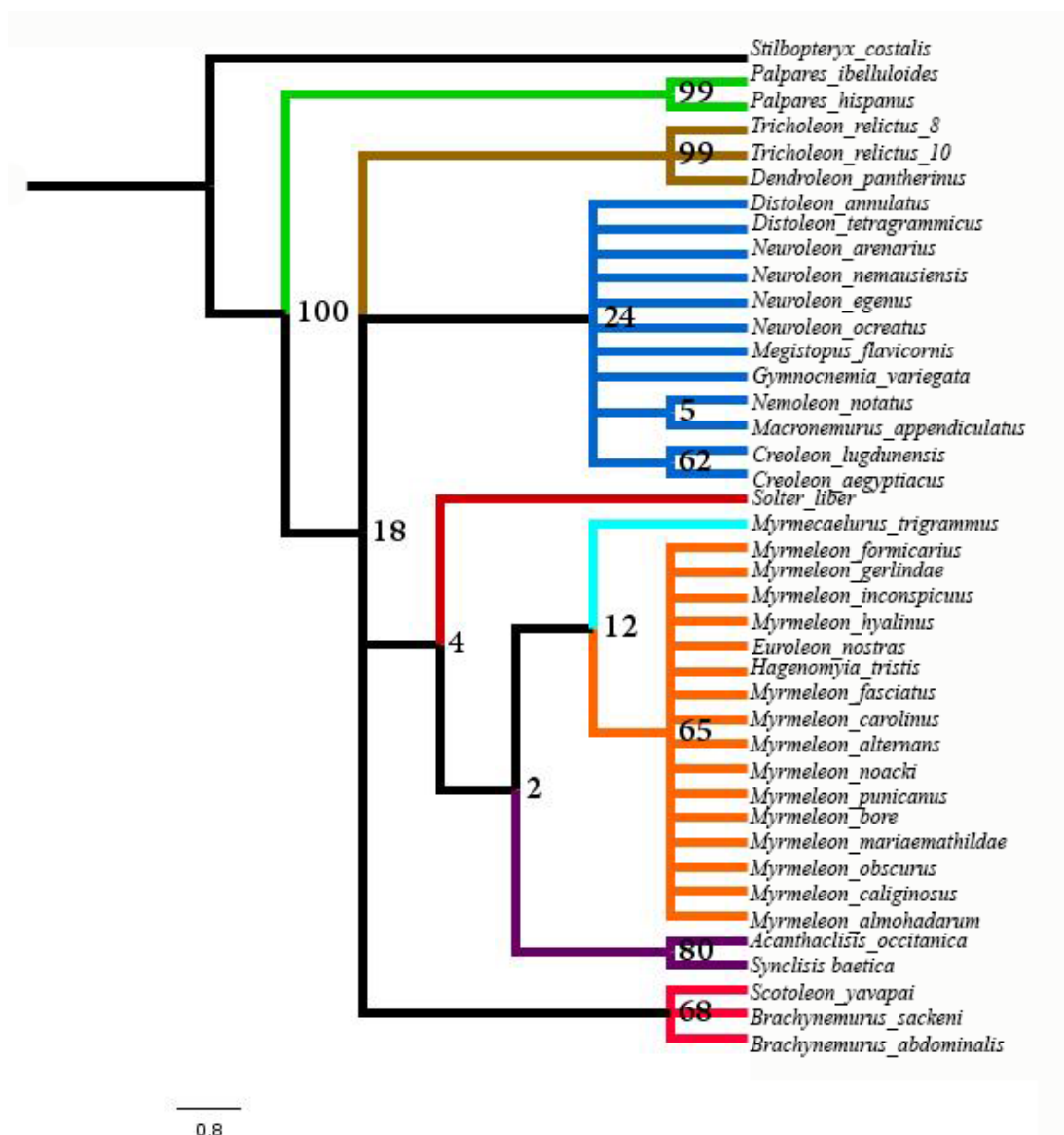


Figura 6.3. Resultados del análisis de los caracteres morfológicos.

Los resultados del análisis morfo-ecológico mediante parsimonia (Fig. 6.3), mostraron en general soportes más bajos para los nodos basales, aumentando hacia los nodos terminales. Las especies de *Palpares* (PB: 99) se recuperaron como clado hermano del resto de especies del análisis, que formaron una politomía con bajo soporte (PB=18).

Dentro de esta politomía se recuperaron cuatro clados: 1) “*Tricholeon relictus* – *Dendroleon pantherinus*” (Dendroleontini) (PB: 99); 2) la tribu Nemoleontini (PB: 24); 3) *Solter liber* (Gepini), y el clado “*Myrmecaelurus trigrammus* – *Synclisis baetica*”, donde *Myrmecaelurus trigrammus* aparece como especie hermana (PB: 12) del clado de Myrmeleontini (PB: 65), y el otro subclado está formado por *Synclisis baetica* y *Acanthaclisis occitanica* (Acanthaclisini) (PB: 80); 4) las dos especies de *Brachynemurus* y *Scotoleon yavapai* (Brachynemurini) (PB: 68).

Transformación de los caracteres morfo-ecológicos.

El rastreo de los caracteres morfo-ecológicos se ha representado en el árbol obtenido del análisis de evidencia total mediante máxima verosimilitud (Fig. 6.4). Como puede verse, la primera tribu en ramificarse tras el grupo externo es Dendroleontini, con dos apomorfías únicas entre los caracteres analizados, ambas de sus fases larvarias: la presencia de un penacho de setas en el mesonoto y el último segmento abdominal más largo que ancho (caracteres 24 y 27). Asimismo presenta un carácter homoplásico compartido con *Nemoleon notatus*, que es la curvatura hacia arriba de sus mandíbulas (carácter 18). Además, las especies de Dendroleontini han perdido las estructuras en el extremo abdominal (carácter 20). Esta reversión se recupera de manera convergente en la tribu Acanthaclisini.

La tribu Acanthaclisini presenta como apomorfía en sus imagos la presencia de dos filas de celdillas en el campo costas de las alas anteriores (carácter 1). Como carácter homoplásico compartido con Myrmeleontini, los palpos labiales de sus larvas son más estrechos que la anchura de la base mandibular (carácter 14).

Las especies de Myrmeleontini comparten como apomorfía la torsión del tercer par de patas de sus estadios larvarios (carácter 16). Como homoplasia, además de la longitud de los palpos labiales de sus larvas mencionado (carácter 14), Myrmeleontini comparte la fabricación de trampas en forma de cono con *Myrmecaelurus trigrammus* (Myrmecaeluruni) (carácter 19).

Las dos especies de *Palpares* (Palparini), presentan tres apomorfías: 1) la vena anal 1 (A1) y la cubital posterior (CuP) en las alas posteriores discurren libres (carácter 2), 2) presencia de la “vena recurrente” en las alas posteriores (carácter 3), y 3) presencia de *fossoria* en el extremo abdominal de los estadios larvarios dos y tres (carácter 21). La presencia de espiráculos mesotorácicos pedunculados en las larvas es un carácter homoplásico compartido con las especies de Nemoleontini (carácter 15).

La tribu Brachynemurini mostró una única apomorfía: en sus imagos, el origen de la vena cubital posterior (CuP) en las alas anteriores se da en la parte distal de la vena Mediana-cubital (M-Cu) (carácter 8). Hay que indicar que este carácter está presente en otras tribus como Gnopholeontini o Lemolemini sin representantes en este análisis (Stange, 1994, 2004).

No se han encontrado apomorfías en las especies de Nemoleontini, como tampoco en *Solter liber* (Gepini). Cabe destacar el hecho de que las dos especies de *Creoleon* sí mostraron una apomorfía: las venas CuP+A1 en las alas anteriores discurren paralelamente al margen alar inferior antes de converger.

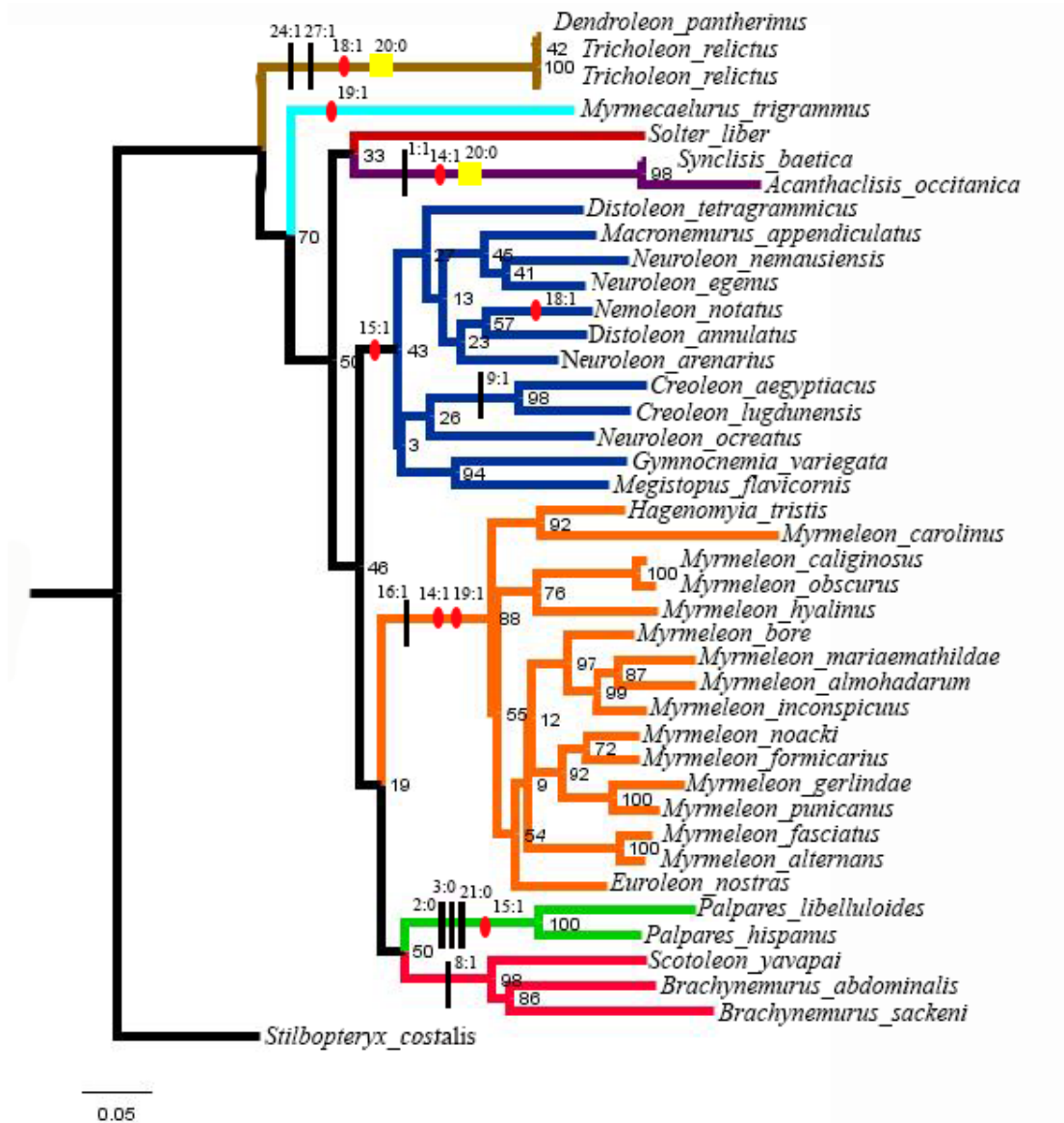


Figura 6.4. Rastreo de caracteres morfo-ecológicos más destacados en el árbol de evidencia total obtenido mediante máxima verosimilitud. Las barras negras corresponden a apomorfías. Los elipses rojas representan caracteres homoplásicos. Los cuadrados amarillos se refieren a reversiones de caracteres. Se indican en cada uno el número de carácter al que corresponde, seguido del estado del carácter.

Análisis moleculares.

Los análisis moleculares, tanto de los genes combinados como del gen COI, recuperaron monofiléticas las tribus Palparini, Brachynemurini y Myrmeleontini. En todos estos análisis también la primera especie en ramificarse fue *Tricholeon relictus*, única especie de Dendroleontini de la que se dispone de información molecular. Tanto las especies de Nemoleontini, como la posición de las especies analizadas como únicos representantes de sus tribus (*Myrmecaelurus trigrammus*, *Solter liber* y *Synclisis baetica*) se recuperaron de forma diversa según el análisis realizado, y se comenta para cada caso (Figs. 6.5, 6.6, 6.7, 6.8).

Análisis moleculares totales.

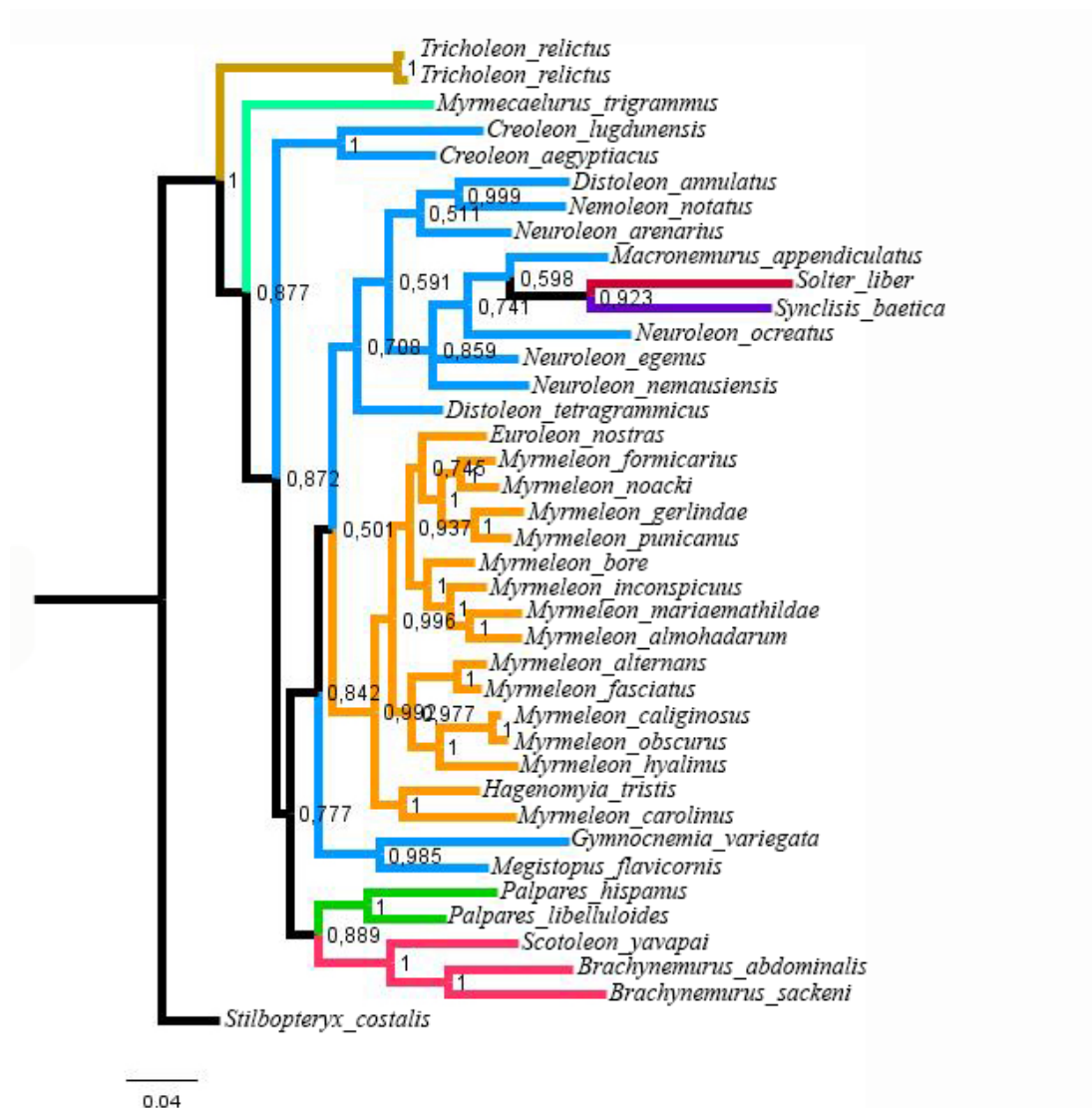


Figura 6.5. Resultados del análisis bayesiano considerando todos los genes

Los resultados de los análisis moleculares de los cuatro genes combinados fueron congruentes aunque con algunas diferencias según el método empleado (Figs. 6.5, 6.6).

En ambos análisis, *Tricholeon relictus* se ramifica en primer lugar con el máximo soporte, seguida de *Myrmecaelurus trigrammus* (PPB=0.88, MVB=51). El clado “*Myrmeleon* – *Euroleon nostras* – *Hagenomyia tristis*” se recuperó en ambos análisis (PPB=0.99 y MVB=78). Se mantiene también en ambos análisis el clado formado por las especies “*Brachynemurus* – *Scotoleon yavapai*” (PPB=1, MVB=93). *Palpares* formó un clado estable (PPB=1, MVB=99), hermano del clado “*Brachynemurus* – *Scotoleon*” (PPB=0.89, MVB=39).

Muy diferente según el análisis empleado resultó el emplazamiento del resto de especies. En análisis bayesiano, las especies de Nemoleontini formaron un grupo parafilético con tres clados: 1) un clado con *Creoleon* (PPB=0.87); 2) el clado “*Distoleon annulatus* – *Distoleon tetragrammicus*” (PPB=0.71) (con los géneros *Neuroleon*, *Distoleon*, *Macronemurus* y *Nemoleon* de Nemoleontini, y las especies las especies *Solter liber* y *Synclisis baetica* (PPB=0.92) ubicadas entre las especies de

Nemoleontini), recuperado como grupo hermano (PPB=0.50) del clado “*Myrmeleon* – *Euroleon nostras* – *Hagenomyia tristis*”; y 3) el clado formado por *Megistopus flavicornis* y *Gymnocnemia variegata* (PPB= 0.98), hermano del clado anterior (PPB=0.84).

En el análisis de máxima verosimilitud, Nemoleontini se recuperó como parafilético con bajos valores de MVB. Se recuperó primero el clado “*Megistopus flavicornis* – *Gymnocnemia variegata*” (MVB=89), seguido de *Neuroleon ocreatus*, y por último el resto de especies de Nemoleontini, como grupo hermano (MVB=22) de un gran clado con los subclados “*Myrmeleon* – *Euroleon nostras* – *Hagenomyia tristis*” (MVB=78), “*Brachynemurus* – *Scotoleon yavapai*” (MVB=90) y *Palpares* (MVB=99). Al igual que con análisis bayesiano, las dos especies del género *Creoleon* se recuperaron juntas (MVB= 90). De nuevo, se recuperó el clado “*Solter liber* – *Synclisis baetica*” (MVB=29), pero esta vez como grupo hermano del resto de especies incluidas en el análisis, excepto *Tricholeon relictus* y *Myrmecaelurus trigrammus*.



Figura 6.6. Resultados del análisis de máxima verosimilitud considerando todos los genes

Análisis de cada una de las particiones moleculares por separado.



Figura 6.7. Resultados del análisis bayesiano para el gen COI

Los análisis de máxima verosimilitud y bayesianos del gen COI (único gen del que ha sido posible obtener datos para las 38 especies incluidas en el análisis) resultaron en topologías congruentes (Figs. 6.7, 6.8). Se utiliza la topología obtenida en el análisis bayesiano para describir los resultados, indicándose las diferencias y similitudes respecto a lo obtenido en máxima verosimilitud.

La topología general mostró a *Tricholeon relictus* como primera especie en ramificarse con máximo soporte, seguida de *Myrmecaelurus trigrammus* (PPB=0.96, MVB=57), y, en bayesiano, del clado “*Brachynemurus abdominalis* – *Synclisis baetica*”. Este clado comprende al resto de especies, donde aparecen agrupadas en una gran politomía las especies de Nemoleontini y *Synclisis baetica* (con máximo soporte), y posteriormente el clado “*Brachynemurus abdominalis* – *Solter liber*” (PPB=0.77).

Dentro de este último clado, la especie *Solter liber* se ramifica primero (PPB=0.767). En ambos análisis se recupera “*Brachynemurus* - *Scotoleon*” (PPB=0.99, MVB=93) como clado hermano, aunque con bajo soporte (PPB=0.51, MVB=28), de un clado con las especies de *Palpares* (PPB=0.99, MVB=97) y “*Myrmeleon* – *Euroleon nostras* – *Hagenomyia tristis*” (PPB=0.50, MVB=28). El

clado formado por *Palpares* con el clado de “*Myrmeleon – Euroleon nostras – Hagenomyia tristis*” se recuperó con bajo soporte (PPB=0.52, MVB=16).

En el análisis de máxima verosimilitud, la tribu Nemoleontini se recuperó parafilética, y la especie *Solter liber*, a diferencia de lo que se obtuvo en el bayesiano, aparece en un clado junto con *Synclisis baetica* (MVB=28). Este clado se ramifica tras *Myrmecaelurus trigrammus* y es grupo hermano del resto de especies incluidas en el análisis (MVB=55).

En ambos análisis, los clados del género *Creoleon* (PPB=0.99 y MVB=93) y “*Megistopus flavicornis – Gymnocnemis variegata*” (PPB=1, MVB=82) mostraron soportes altos; los dos pertenecen a Nemoleontini.

Los resultados obtenidos en los análisis de las particiones de los genes 16S ARNr, 18S ARNr y 28S ARNr fueron congruentes con los obtenidos en el análisis de todos los genes combinados, pero dado que estos tres genes por separado se pudieron analizar únicamente para 19 especies de las 38 totales (ver II. Material y métodos, apartado 9.2.3), las topologías obtenidas en estos análisis no están representadas.

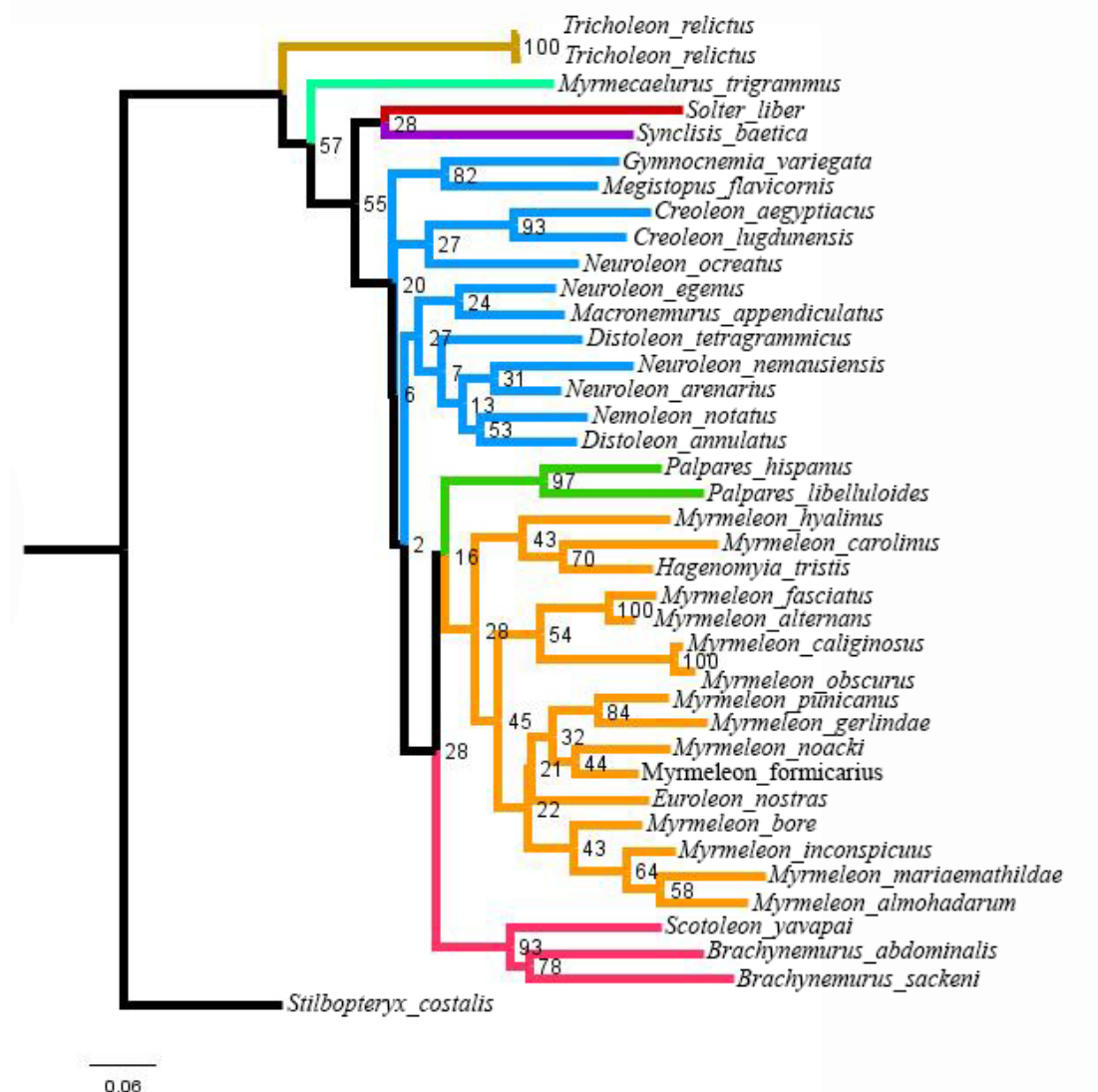


Figura 6.8. Resultados del análisis de máxima verosimilitud para el gen COI

6.4. Discusión.

Filogenia de Myrmeleontidae.

Las topologías obtenidas a partir de los análisis moleculares combinados y del análisis de evidencia total (moleculares y morfo-ecológicos) son congruentes bajo métodos basados en modelos, aunque difieren principalmente en la monofilia de la tribu Nemoleontini, así como en la posición relativa de *Myrmecaelurus trigrammus*, *Synclisis baetica* y *Solter liber*. En las topologías resultantes de los análisis de máxima verosimilitud y bayesiano se observa como la mayoría de las tribus aparecen monofiléticas, con la excepción de Nemoleontini, pero los análisis no son capaces de resolver la relación entre ellas. Cabe destacar que todas las tribus representadas por más de una especie en los análisis, presentan como apomorfías alguno de los caracteres utilizados, exceptuando Nemoleontini, que como se ha mencionado es la única tribu que no se recupera como monofilética en la mayoría de los análisis.

Tricholeon relictus es la primera especie en ramificarse tras el grupo externo en todos los análisis moleculares. Al incluir en los análisis morfo-ecológicos y de evidencia total a la especie *Dendroleon pantherinus*, ésta aparece formando un clado con la especie *Tricholeon relictus*, ambos de la tribu Dendroleontini (Aspöck *et al.*, 1980, 2001 a; Stange, 2004; Acevedo *et al.*, 2014). *T. relictus*, única representante confirmada de la tribu Dendroleontini en la Península Ibérica, se recuperó filogenéticamente alejada del resto de especies de la península. La distribución geográfica del género *Tricholeon*, con dos representantes en el sur de África y otro en el sudeste ibérico (Mansell, 1988; Hölzel y Monserrat, 2002; Monserrat y Acevedo, 2013; Acevedo *et al.*, 2014), junto con los resultados mostrados en este análisis, realzan la necesidad de un estudio en profundidad para esclarecer varias incógnitas acerca del grupo. Entre ellas, si realmente pertenecen a la tribu Dendroleontini y, de ser así, cuál es el estatus de la tribu, si realmente forma parte de la subfamilia Myrmeleontinae, así como qué relación filogenética tiene con el resto de tribus y subfamilias de Myrmeleontidae. Por desgracia, sólo se disponía de los datos moleculares del gen COI de *Tricholeon relictus*, y por ello no se deben sacar conclusiones precipitadas, pero los resultados hacen pensar que se trata de un grupo de especies hermanas de la subfamilia Myrmeleontinae.

La monofilia de *Myrmeleon* junto con *Euroleon nostras* y *Hagenomyia tristis* está bien soportada en todos los análisis; por lo que la tribu Myrmeleontini se corresponde con un grupo natural en nuestro estudio (Banks, 1927; Aspöck *et al.*, 1980, 2001 a; Stange, 2004; Badano y Pantaleoni, 2014). Los soportes más bajos para este grupo de especies se obtuvieron analizando únicamente el gen COI, aumentando al incluir todos los genes y en los análisis de evidencia total. Se muestra así que el aporte de más datos moleculares, así como la incorporación de caracteres morfo-ecológicos, aumentan la resolución de los resultados del análisis. La relación entre los géneros de esta tribu aún debe ser estudiada en profundidad, puesto que se requiere la incorporación de otras especies de los géneros *Euroleon* y *Hagenomyia*.

El género *Palpares* forma un clado en todos los análisis. Este clado aparece relacionado en los análisis moleculares combinados y de evidencia total con la tribu Brachynemurini ("*Brachynemurus* – *Scotoleon*"). A diferencia de otros estudios filogenéticos (Stange, 1994; Badano *et al.*, 2016a), en nuestros análisis las dos especies de *Palpares* aparecen ubicadas siempre dentro de Myrmeleontinae, quedando en

entredicho que pertenezcan a una subfamilia diferente (subfamilia Palparinae), y acentuando la necesidad de una revisión del grupo. La presencia en las larvas de *Palpares* de unas estructuras llamadas *fossoria*, o en los adultos la vena recurrente, o el hecho de que las venas A1 y CuP de las alas posteriores no estén fusionadas, han sido clásicamente interpretadas como caracteres plesiomórficos de la familia Myrmeleontidae (Esben-Petersen, 1918; Markl, 1954; Hölzel, 1972; Stange, 1976, 1994, 2004), y varios autores se han basado en ellos para establecer la subfamilia Palparinae, lo cual no se corresponde con lo obtenido en estos análisis. Según nuestros resultados, la tribu Palparini a la que pertenece el género *Palpares*, se encuentra dentro de la subfamilia Myrmeleontinae, algo que ya sugirieron otros autores como Mansell (2004) o Badano y Pantaleoni (2014). En cuanto a las *fossoria*, solamente aparecen en los estadios larvarios segundo y tercero, mientras que el primer estadio presenta rastrillos, por lo que probablemente estas estructuras representen una especialización de los rastrillos, algo que ya sugirieron Mansell (1999) y Badano y Pantaleoni (2014). Se necesitarían añadir otros géneros y tribus considerados de esta subfamilia para aclarar el estatus de este grupo.

Las especies del género *Brachynemurus* junto con la especie *Scotoleon yavapai* forman un clado bien soportado en todos los análisis. Así, los resultados soportan la monofilia de la tribu Brachynemurini (Stange, 1994, 2004).

La tribu Nemoleontini se recuperó en un clado monofilético únicamente en los análisis de evidencia total de máxima verosimilitud, resultando paráfletica en todos los análisis bayesianos, excepto en el que se utilizó únicamente el gen COI. Una posible causa es que sólo se dispuso de información para el gen COI en la mayoría de estas especies (sólo se analizaron más genes en *Distoleon tetragrammicus*), pero cabe reseñar que esta tribu incluye una gran cantidad de géneros (Aspöck *et al.*, 1980, 2001 a; Mansell, 1999; Stange, 2004; Monserrat y Acevedo, 2013), y su valor como unidad sistemática y filogenética ha sido cuestionada por diversos autores (Stange, 1994; Mansell, 1996a; 1999). Incluso, en los análisis filogenéticos de morfología larvaria realizados por Badano *et al.* (2016a), las especies de esta tribu no se recuperaron como grupo natural. Una vez más, en el presente trabajo, la validez de Nemoleontini queda en entredicho. Por el momento mantenemos su validez hasta que se realicen futuros estudios que aborden en profundidad este tema, aportando un mayor número de especies con una mejor cobertura de genes. Por último, mencionar que las dos especies de *Creoleon* analizadas aparecen juntas pero separadas del resto de especies consideradas de esta misma tribu, al igual que ocurre con las especies de los géneros *Megistopus* y *Gymnocnemis*. Estos dos últimos son dos géneros morfológicamente muy similares (ver capítulos 2 y 3) que según los resultados parecen estar estrechamente relacionados filogenéticamente. La tribu Nemoleontini es muy diversa, incluyendo una gran cantidad de géneros, cuyo queda cuestionado con el presente estudio.

La especie *Solter liber*, que había sido incluida por Markl (1954) en Gepini basándose principalmente en caracteres de los adultos, se ha clasificado generalmente como miembro de la tribu Myrmecaelurini (Aspöck *et al.*, 1980, 2001 a; Stange, 2004). En esta tesis, siguiendo a Markl (1954), y añadiendo información sobre los caracteres de sus larvas (ver capítulo 3), se ha vuelto a considerar perteneciente a Gepini. *Solter liber* y *Synclisis baetica* (Acanthaclisini), son los únicos representantes que se han podido analizar molecularmente tanto de sus géneros como de sus tribus, aunque la información morfo-ecológica de *Acanthaclisis occitanica* (Acanthaclisini) sí fue

incluida en los análisis morfo-ecológicos y de evidencia total. Cuando se observan los resultados del gen COI mediante análisis bayesiano, así como los análisis de parsimonia de los datos morfo-ecológicos, *Solter liber* y *Synclisis baetica* no salen emparentadas, mientras que en los análisis moleculares combinados y de evidencia total ambas especies forman un clado. Esto podría indicar una proximidad filogenética entre ambas especies, pero también podría ser el resultado de la ausencia de otras especies de Gepini y Acanthaclisini en el análisis, haciendo que estas dos especies aparezcan emparentadas aunque con tamaño de ramo largo.

En resumen, los análisis recuperaron las tribus Palparini, Brachynemurini, y Myrmeleontini monofiléticas, pero dejaron las relaciones entre las tribus, la sistemática de las especies que aparecen aisladas en los análisis y la monofilia de la tribu Nemoleontini sin resolver.

Con este estudio, se pretendía comprobar la monofilia de ciertas tribus, por eso se emplearon tanto los caracteres morfo-ecológicos comentados, como la información relativa al gen COI, con buena resolución para las relaciones entre especies. Sin embargo, la información considerada en el análisis ha ocasionado, en algunos casos, bajos soportes en los resultados, sobre todo en los nodos basales y en los clados con especies de las que sólo se dispone de datos moleculares del gen COI (exceptuando las pertenecientes a la tribu Brachynemurini). Probablemente, las principales causas son: 1) el empleo de genes de evolución rápida como el COI, poco informativos para resolver las relaciones de parentesco en nodos basales o primeras ramificaciones (Brown y Yang, 2011); 2) la ausencia de algunas secuencias y la falta de datos para un porcentaje relativamente alto de especies (Wiens, 2003); 3) el sesgo en la información empleada en favor del género *Myrmeleon* puesto que es el género con más datos en GenBank; y 4) la imposibilidad de estudiar ejemplares de algunas especies incluidas en este análisis, lo cual ha provocado que no se hayan empleado más caracteres morfo-ecológicos, y resaltan la necesidad de buscar más caracteres para esclarecer las relaciones entre tribus. Para futuros análisis, se van a utilizar más caracteres morfo-ecológicos y otros genes para profundizar en el asunto.

Evolución de los caracteres morfo-ecológicos de Myrmeleontidae

En cuanto al análisis morfo-ecológico, de los 28 caracteres incluidos en el análisis, el más exclusivo de esta familia es, sin duda, el de la capacidad que poseen las larvas de algunas especies de fabricar trampas de caída en forma conos para atrapar a las presas. Los resultados aquí obtenidos indican que se ha llegado a este comportamiento más de una vez en el grupo, debido a que la tribu Myrmeleontini no aparece estrechamente relacionada con *Myrmecaelurus trigrammus*, la otra especie constructora de estas trampas analizada en este estudio. Este hecho se observa en todos los análisis moleculares, apareciendo únicamente relacionadas ambos grupos de especies en el análisis morfo-ecológico, aunque con un soporte muy bajo. La larva de *Myrmecaelurus trigrammus* es fabricante facultativa de conos, realizando estas construcciones en función de las condiciones ambientales y/o del éxito en la captura de presas y la energía obtenida en las ingestas (Doflein, 1921; Popov, 1984; New, 1986; Elimelech y Pinshow, 2008); mientras que la tribu Myrmeleontini siempre realiza estas trampas, presentando como apomorfía la torsión de la tibia y el tarso del tercer par de patas, que solamente les permite andar hacia atrás pero les da la posibilidad de ejercer más fuerza tanto para construir estas trampas en el suelo como para atrapar a sus presas. El hecho de que la familia Myrmeleontidae haya llegado más

de una vez a fabricar estas trampas, ya se había planteado (Mansell, 1999; Badano y Pantaleoni, 2014) y justificado mediante análisis filogenéticos (Badano *et al.*, 2016a).

La tribu Nemoleontini no presenta apomorfías entre los datos morfo-ecológicos utilizados, mostrando la necesidad de codificar nuevos caracteres, pese a que, como ya se ha comentado esta tribu presenta numerosos géneros y su estatus no está claro. Por otro lado, el género *Creoleon* sí presentó una apomorfía entre los caracteres rastreados: en los imagos, la vena CuP+A1 transcurre paralela al margen alar durante cierta distancia antes de converger (carácter 9; fig. 2.3-F).

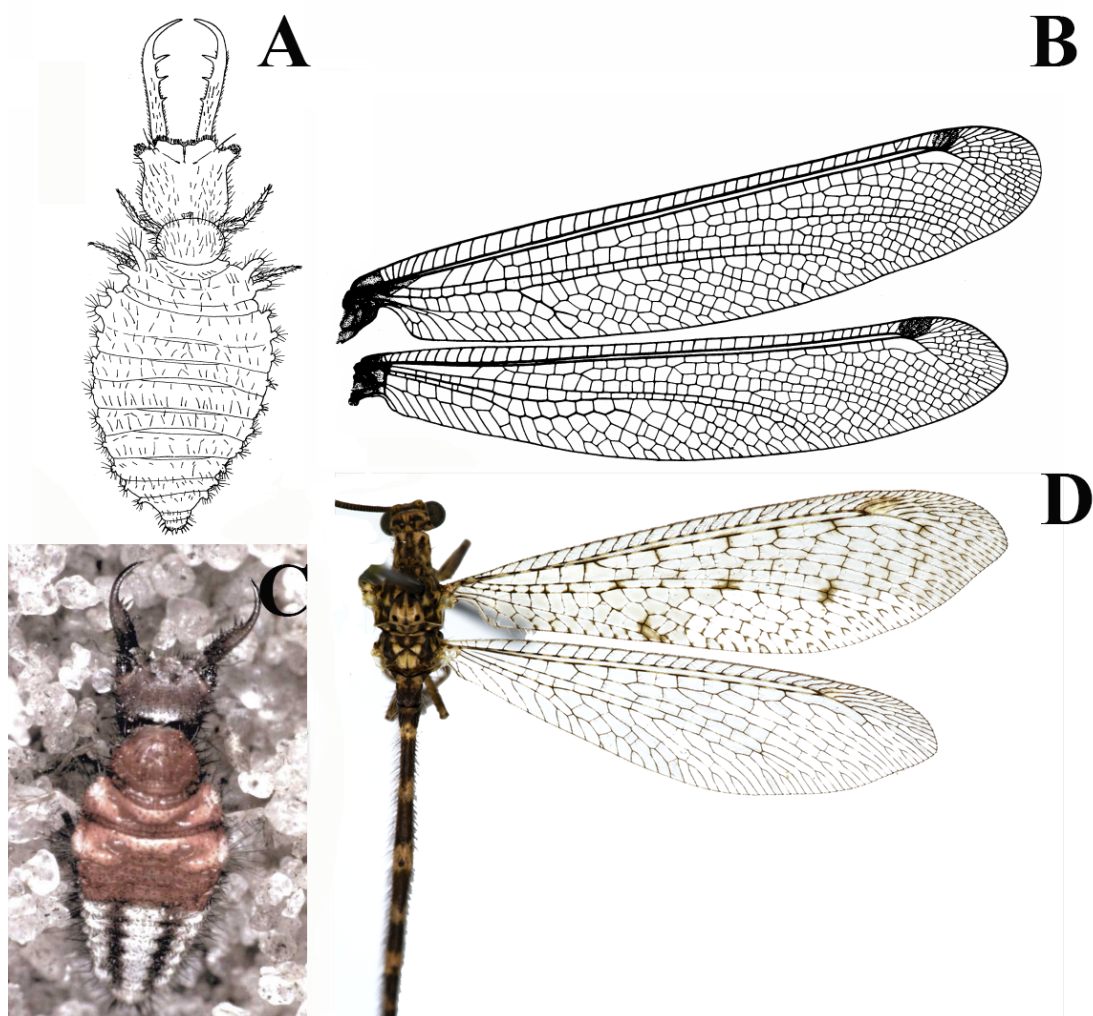


Figura 6.9. A: larva de *Stilbopteryx linearis* (según New, 1982b); B: alas de *Stilbopteryx* sp. (según Riek, 1976); C: larva de *Brachynemurus nebulosus* (según Eisner y Deyrup, 2006); D: alas de *Brachynemurus sackeni*.

Futuras líneas de investigación.

La gran diversidad de especies de la familia Myrmeleontidae (unas 2000) (Stange, 2004) hace necesario aumentar el número de especies con datos moleculares disponibles, secuenciar el mayor número de genes posible de cada especie, y crear una matriz morfo-ecológica con el máximo número de especies y caracteres informativos. Además, aumentar el conocimiento en las larvas parece clave para poder esclarecer las relaciones filogenéticas dentro del grupo y establecer una clasificación sistemática, pues los estadios larvarios son fundamentales en la sistemática de la familia (Stange y Miller, 1990; Stange, 2004; Badano y Pantaleoni, 2014; Badano *et al.*, 2016a).

CAPÍTULO 7. MODELOS DE DISTRIBUCIÓN POTENCIAL DE LAS ESPECIES DE MYRMELEONTIDAE EN LA PENÍNSULA IBÉRICA E ISLAS BALEARES.

7.1. Antecedentes.

La distribución de la familia Myrmeleontidae ha sido históricamente vinculada a hábitats cálidos y xéricos principalmente (Aspöck *et al.*, 1980; New, 1989; Stange, 2004). Pocos trabajos se han realizado estudiando las causas de su distribución real y potencial (Erasmus *et al.*, 2000; Mansell y Erasmus, 2002; Michel y Letourmy, 2007), y la mayoría de los estudios publicados sobre su ecología y selección de hábitats publicados están relacionados con las larvas que fabrican trampas de caída en forma de cono y en los factores que les influyen (Lucas, 1989; Gotelli, 1993; Gatti y Farji-Brener, 2002; Farji-Brener, 2003; Devetak *et al.*, 2005, 2007; ; Scharf y Ovadia, 2006; Scharf *et al.*, 2008a, 2008b; Burguess, 2009; Barkae *et al.*, 2010; Klokočovník *et al.*, 2012; etc.).

7.2. Desarrollo del estudio.

En este estudio, se ha modelizado la distribución de la mayoría de especies de Myrmeleontidae presentes en la Península Ibérica e Islas Baleares mediante la herramienta MaxEnt, de acuerdo con las variables más adecuadas para cada especie según su biología conocida en el territorio de estudio (Monserrat, 1985a; Monserrat y Acevedo, 2011, 2013; Acevedo *et al.*, 2013, 2014). Para cada especie se aportan las variables que se usaron para calibrar los modelos, así como la importancia de cada variable en los modelos de nichos ecológicos potenciales obtenidos, la validación de cada modelo obtenido por medio del valor estadístico AUC (Area Under Curve), y los mapas donde se representan los nicho ecológicos potenciales en la Península Ibérica e Islas Baleares obtenidos. En dichos mapas, se indican los puntos de presencia con los que se han realizado los modelos.

De un total de 24 especies, se han tenido que excluir *Tricholeon relictus*, *Nemoleon notatus*, *Neuroleon distichus*, *Gymnocnemia variegata* y *Solter liber* porque tenían menos de diez presencias, una muestra que fue considerada baja para dar un resultado aceptable (Phillips *et al.*, 2006; Phillips y Dudik, 2008) (ver Capítulo 2, donde están representados los mapas de distribución de todas las especies considerando todas las citas existentes). Para la última especie, realmente se contaba con 12 presencias, pero debido a que ocho de ellas estaban situadas muy cercanas entre sí (en el sistema central y alrededores) resultó imposible obtener un valor estadístico apropiado, y consecuentemente no se incluyó (ver Mapa 2.16, en Bloque IV, Capítulo 2). Asimismo, tampoco se ha modelizado la distribución de *Myrmeleon almohadarum* Badano, Acevedo, Pantaleoni y Monserrat, 2016, puesto que, al ser una especie recientemente descrita (Badano *et al.*, 2016b), se están analizando todavía las variables que pudieran explicar su distribución y utilizarse para conocer su distribución potencial en el área de estudio.

Se muestra y comenta para cada especie el modelo de distribución potencial realizado, aportando el mapa que representa el nicho ecológico potencial obtenido incluyendo los datos de presencia utilizados, una tabla con los valores del modelo y la importancia de cada variable, tanto en el modelo, como la información que se pierde si se excluye del análisis, ordenándolas por tribu y género. Se observa en los mapas que la idoneidad del hábitat para la presencia de cada especie está representada en diferente coloración de acuerdo a su valor (en rangos 0,25-0,50; 0,50-0,75; 0,75-0,85; 0,85-0,97; siendo 0,97 el máximo valor de idoneidad de hábitat para la presencia de las especies que aportaron los modelos). Todos los modelos presentaron un AUC mayor de 0,75, valor recomendado para considerar un modelo válido (Phillips y Dudik, 2008).

7.3. Resultados.

Tribu Palparini.

En el género *Palpares* se obtuvieron unos valores de AUC buenos para *P. hispanus* con 0.933, y para *P. libelluloides* con 0.800. *P. hispanus* muestra una clara preferencia por sitios con pocas precipitaciones; además, en menor medida, con temperaturas elevadas y alta isothermicidad (poca variación de temperatura durante el año) (Tabla 7.1). Se distribuye fundamentalmente por el suroeste de la Península Ibérica, y la distribución potencial obtenida en el modelizado señala precisamente el sur como territorio potencialmente más óptimo para su distribución (Fig. 7.1). Por su parte, *P. libelluloides* está muy influenciado por la litología del suelo, prefiriendo suelos calcáreos o arcillosos, de limos o margas; en mucha menor medida necesita elevada radiación solar, y mínimamente rangos térmicos anuales altos y altitud relativamente alta; siendo estos 3 últimos factores poco importantes en comparación con el factor litológico (Tabla 7.2). Esta última especie está registrada dentro de la Península Ibérica en lugares muy diversos latitudinalmente, lo que probablemente esté produciendo el valor más bajo del estadístico de este modelo respecto a la otra especie del género (Fig. 7.2).

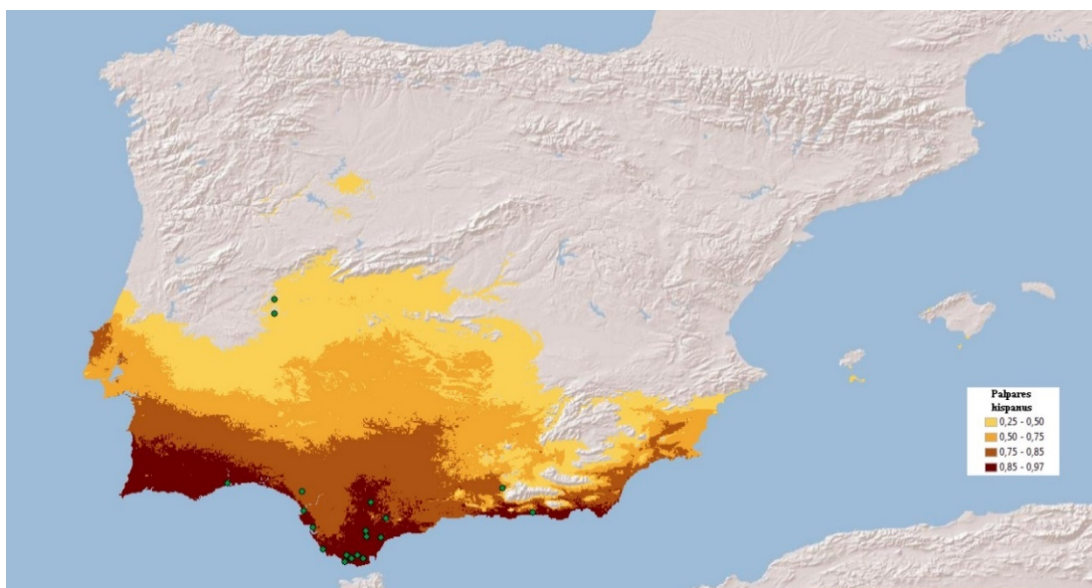
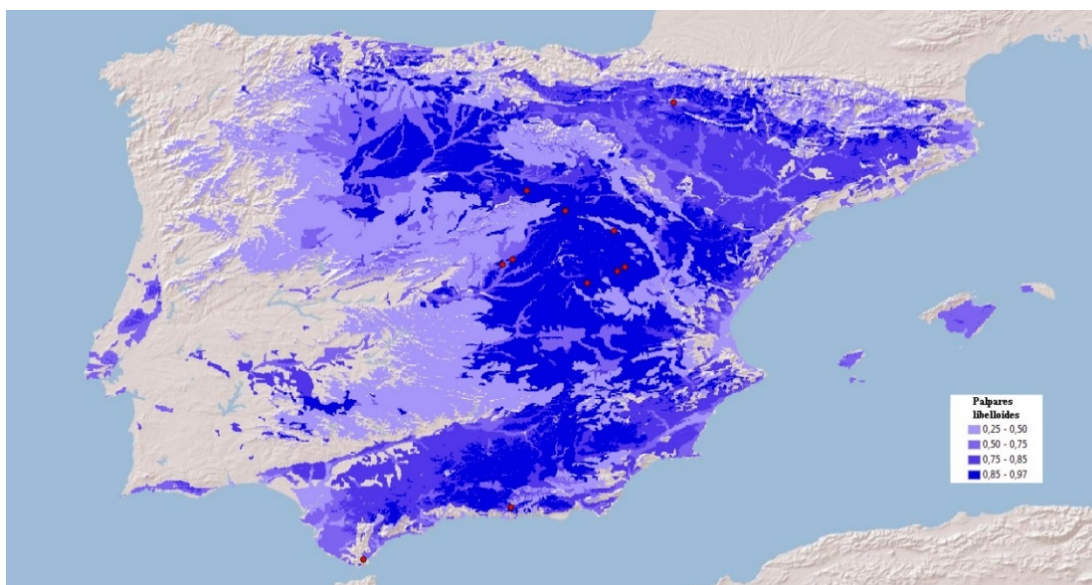


Figura 7.1. Mapa con el nicho ecológico potencial y datos de presencia de *Palpares hispanus* a partir del modelo realizado en MaxEnt. AUC 0.933.

Tabla 7.1. Variables utilizadas en la modelización de *Palpares hispanus* y valores de contribución al modelo, de permutación, y valores de preferencia de esta especie para cada variable.

<i>Palpares hispanus</i> AUC 0.933			
Variable	Porcentaje de contribución	Importancia de permutación	Valores de preferencia
Bio17- Precipitaciones del cuarto más seco	91.3	89.9	<25
Bio3-Isotermicidad	5.5	1.3	>39
Bio1-Temperatura media anual	2.2	6.4	>160
Sunrad_max- Máxima radiación solar	1	2.4	<7700

**Figura 7.2.** Mapa con el nicho ecológico potencial y datos de presencia de *Palpares libelluloides* a partir del modelo realizado en MaxEnt. AUC 0.800.**Tabla 7.2.** Variables utilizadas en la modelización de *Palpares libelluloides* y valores de contribución al modelo, de permutación, y valores de preferencia de esta especie para cada variable.

<i>Palpares libelluloides</i> AUC 0.800			
Variable	Porcentaje de contribución	Importancia de permutación	Valores de preferencia
Litología	88.4	93.1	Rocas calcáreas, y suelos de arcillas, limos y margas
Sunrad_max- Máxima radiación solar	4.4	3.7	>7800
Bio7-Rango anual de temperatura	4.2	2.1	>275
Elevación	3.1	1.1	>900

Tribu Nemoleontini

Dentro de la tribu Nemoleontini, se han podido realizar los estudios de modelizado potencial con los géneros *Creoleon* (dos especies), *Macronemurus* (una especie), *Distoleon* (dos especies), *Neuroleon* (cuatro especies de cinco posibles) y *Megistopus* (una especie); y no pudieron modelizarse el género *Nemoleon* (una especie), una especie de *Neuroleon* y *Gymnocnemia* (una especie) por la falta de presencias suficientes comentada en la introducción a este capítulo.

El género *Creoleon* es muy abundante y relativamente fácil de recolectar, especialmente los adultos. El valor estadístico AUC obtenido para la especie *C. lugdunensis* es, sin embargo, relativamente bajo dado el número de presencias (0.805), mientras que es bastante alto en *C. aegyptiacus* (0.933).

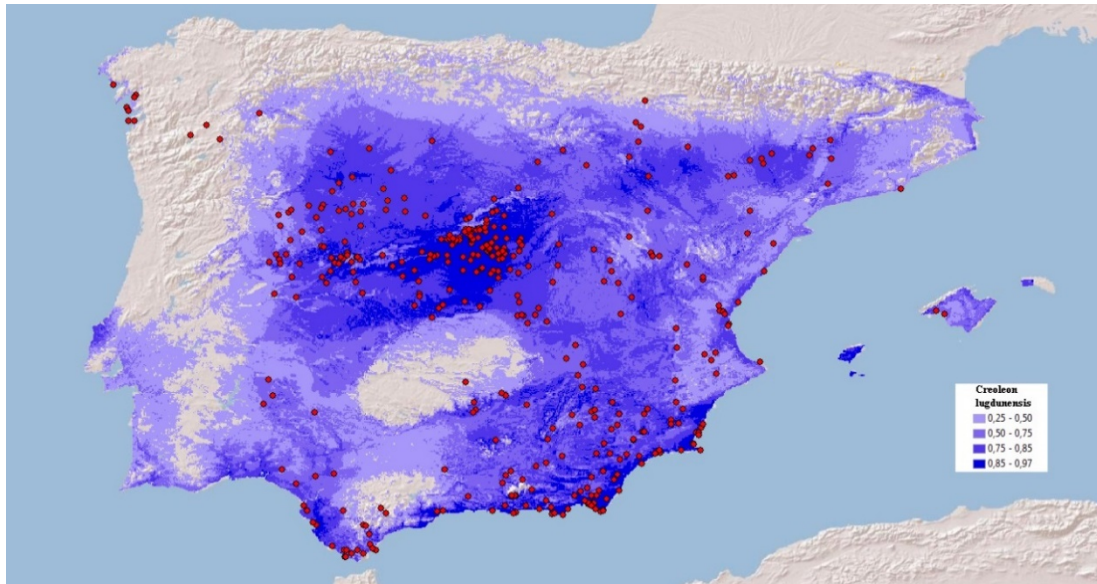


Figura 7.3. Mapa con el nicho ecológico potencial y datos de presencia de *Creoleon lugdunensis* a partir del modelo realizado en MaxEnt. AUC 0.805.

Tabla 7.3. Variables utilizadas en la modelización de *Creoleon lugdunensis* y valores de contribución al modelo, de permutación, y valores de preferencia de esta especie para cada variable.

<i>Creoleon lugdunensis</i> AUC 0.805			
Variable	Porcentaje de contribución	Importancia de permutación	Valores de preferencia
Bio12- Precipitación anual	54.3	34.6	<500
Bio3-Isotermicidad	12.5	16.4	33-38
Bio7-Rango anual de temperatura	12	14.5	280-325
Bio11-Media de temperatura del cuarto más frío	9.2	15.4	>150
Litología	6	5.5	Rocas calcáreas, y en menor medida rocas débilmente metamórficas, y suelos de arcillas, limos y margas
Pendiente del terreno	4	8.1	<12
Bio6-Mínima temperatura del mes más frío	1.1	4	>65

<i>Creoleon lugdunensis</i> AUC 0.805			
Variable	Porcentaje de contribución	Importancia de permutación	Valores de preferencia
ndvi_av- Media índice actividad fotosintética	0.8	1.5	<0.45

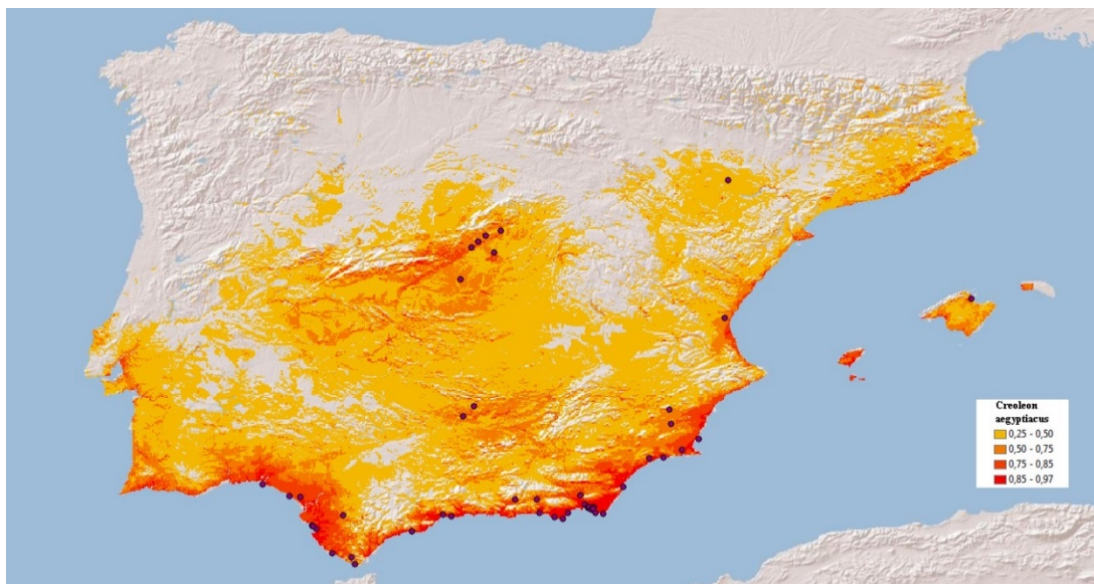


Figura 7.4. Mapa con el nicho ecológico potencial y datos de presencia de *Creoleon aegyptiacus* a partir del modelo realizado en MaxEnt. AUC 0.933.

Tabla 7.4. Variables utilizadas en la modelización de *Creoleon aegyptiacus* y valores de contribución al modelo, de permutación, y valores de preferencia de esta especie para cada variable.

<i>Creoleon aegyptiacus</i> AUC 0.913			
Variable	Porcentaje de contribución	Importancia de permutación	Valores de preferencia
Bio12- Precipitación anual	50.5	29.1	<250
Bio11-Media de temperatura del cuarto más frío	31.4	34	>150
Litología	5.5	3.8	Arenas eólicas (arrastradas por viento), y depósitos no consolidados (aluviones, residuos de meteorizaciones y depósitos por arrastre
Bio3-Isotermicidad	4.6	14.5	<33
Elevación	4.1	2.9	<100
Sunrad_av-Media de radiación solar	3.9	15.8	>5100

C. lugdunensis es una especie que ha sido citada de prácticamente toda la Península Ibérica, exceptuando la zona más septentrional (Fig. 7.3). Está ampliamente distribuida por gran parte de Europa occidental, por lo que se trata de una especie ubiquista, y esto ha producido que se hayan tenido que emplear 7 variables para

dilucidar su distribución potencial y sus causas. La variable más importante en el modelo obtenido es la de las precipitaciones anuales, no soportando valores altos; también isothermicidad media, rangos de temperatura elevados y temperaturas de las épocas más frías elevadas (ambas variables indican su preferencias por altas temperaturas frente a sitios fríos), litología con rocas calcáreas principalmente, y terrenos con poca pendiente (Tabla. 7.3). Las otras dos variables tienen que ver también con altas temperaturas y poca actividad fotosintética (escasa vegetación), aunque contribuyen de manera leve a este modelo.

El modelo para la especie *C. aegyptiacus* fue validado con resultados muy elevados del estadístico AUC. Principalmente se distribuye en lugares con escasa precipitación y temperaturas elevadas, mostrando preferencia también por suelos con partículas móviles (arenas y depósitos no consolidados), baja isothermicidad (similar variación de temperaturas diarias y anuales, es decir, temperaturas relativamente constantes), baja elevación, y alta radiación solar (Tabla. 7.4). Es una especie con una distribución en la península principalmente en el sureste y evitando noroeste, aunque su distribución potencial muestra una región más amplia que la conocida hasta ahora (Fig. 7.4). Lo que es evidente, es que es una especie típica de lugares cálidos y no muy húmedos.

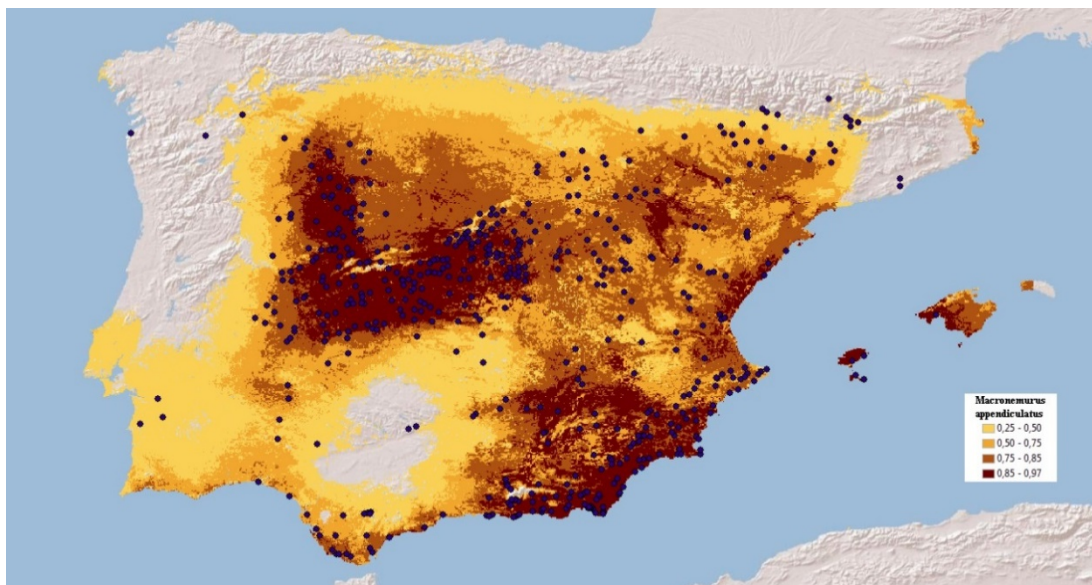


Figura 7.5. Mapa con el nicho ecológico potencial y datos de presencia de *Macronemurus appendiculatus* a partir del modelo realizado en MaxEnt. AUC 0.800.

Tabla 7.5. Variables utilizadas en la modelización de *Macronemurus appendiculatus* y valores de contribución al modelo, de permutación, y valores de preferencia de esta especie para cada variable.

<i>Macronemurus appendiculatus</i> AUC 0.800			
Variable	Porcentaje de contribución	Importancia de permutación	Valores de preferencia
Bio12- Precipitación anual	57	47.8	<500
Bio15- Estacionalidad de las precipitaciones	18.9	17.2	35-75
Bio3-Isotermicidad	10.3	10.5	34-38
Bio7- Rango anual de temperatura	5	6.6	275-325

<i>Macronemurus appendiculatus</i> AUC 0.800			
Variable	Porcentaje de contribución	Importancia de permutación	Valores de preferencia
ndvi_av- Media índice actividad fotosintética	4.4	6.4	<0.55
Bio5- Temperatura máxima del mes más cálido	4.4	11.4	275-325

La especie *Macronemurus appendiculatus* presenta una amplísima distribución conocida en la Península Ibérica e Islas Baleares (Fig. 7.5). El resultado obtenido no aportó un valor demasiado elevado (AUC 0.800), probablemente debido a que se trata de una especie generalista, y por ello difícil de modelizar su distribución potencial. Las variables que más peso tuvieron estuvieron relacionadas con las precipitaciones, siendo una especie que prefiere que éstas sean bajas y que exista poca estacionalidad en las lluvias; además selecciona lugares donde haya isothermicidad media (Tabla 7.5). Las temperaturas idóneas son elevadas, y escoge lugares con densidad de vegetación no muy elevada (ndvi menor a 0.55).

Las especies de *Distoleon* mostraron preferencias de hábitat diversas. *D. annulatus*, con un AUC de 0.833, presenta clara afinidad por lugares secos, cálidos, de sustrato calcáreo o rocas débilmente metamórficas, y de suelos desnudos (Tabla 7.6). Su distribución conocida en la Península Ibérica es en el centro-sureste, y el modelo potencial obtenido así lo predice también (Fig. 7.6). Por su parte, *D. tetragrammicus* resulta ser una especie con preferencias por hábitats boscosos, con cierta cobertura arbórea, altitud elevada, isothermicidad media y lugares no muy secos con precipitaciones típicas de los bosques mediterráneos (Tabla 7.7). Esta especie, sin embargo, no mostró valores muy altos en el modelo predictivo (AUC 0.791), probablemente debido a que su distribución real en la Península Ibérica pueda ser mayor de lo que se conoce, ya que sus presencias se encuentran esparcidas por buena parte del territorio ibérico pero siendo puntuales (Fig. 7.7).

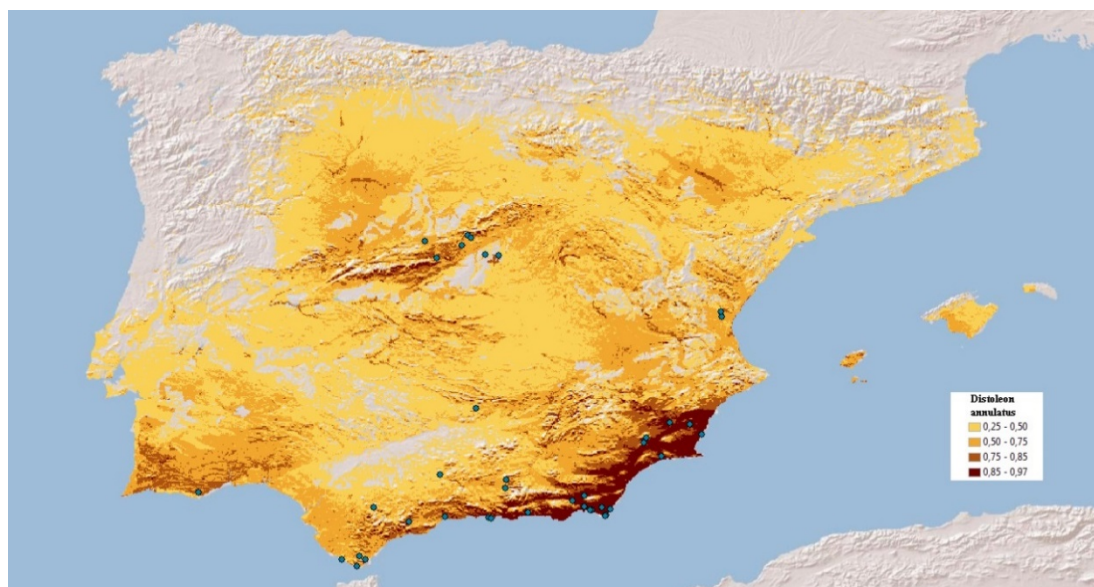
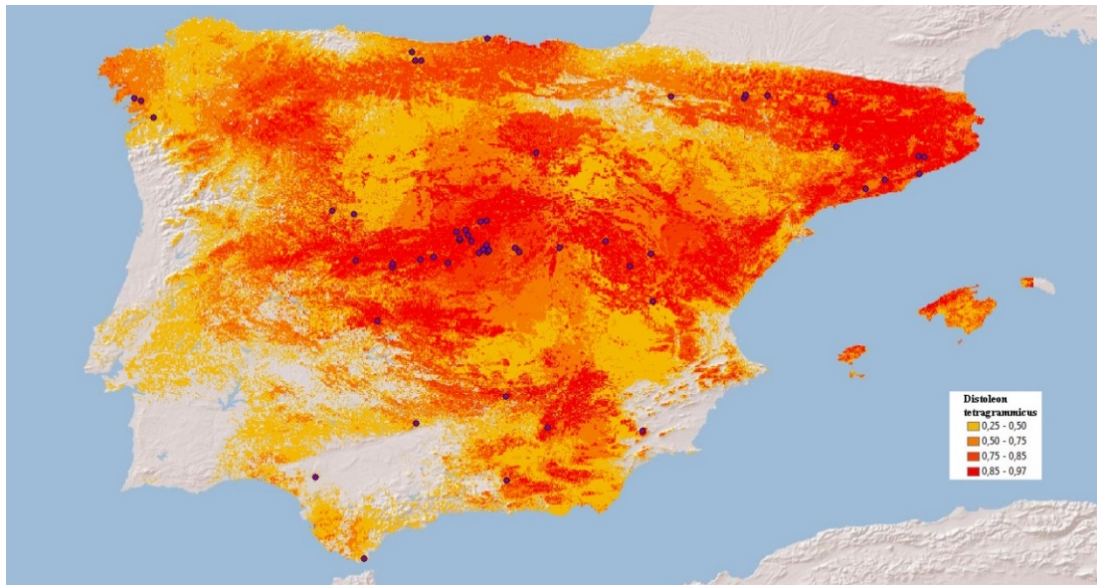


Figura 7.6. Mapa con el nicho ecológico potencial y datos de presencia de *Distoleon annulatus* a partir del modelo realizado en MaxEnt. AUC 0.833.

Tabla 7.6. Variables utilizadas en la modelización de *Distoleon annulatus* y valores de contribución al modelo, de permutación, y valores de preferencia de esta especie para cada variable.

<i>Distoleon annulatus</i> AUC 0.833			
Variable	Porcentaje de contribución	Importancia de permutación	Valores de preferencia
Bio12- Precipitación anual	74.4	58.7	<300
Sunrad_min- Mínima radiación solar	14.5	24.9	>2250
Litología	7.9	4.6	Rocas calcáreas y rocas débilmente metamórficas
Bio5- Temperatura máxima del mes más cálido	1.3	7.4	275-325
Cov_bare- Cobertura de suelo desnudo	1.2	2.2	>20
ndvi_av- Media índice actividad fotosintética	0.8	2.2	Hasta 0.35

**Figura 7.7.** Mapa con el nicho ecológico potencial y datos de presencia de *Distoleon tetragrammicus* a partir del modelo realizado en MaxEnt. AUC 0.791.**Tabla 7.7.** Variables utilizadas en la modelización de *Distoleon tetragrammicus* y valores de contribución al modelo, de permutación, y valores de preferencia de esta especie para cada variable.

<i>Distoleon tetragrammicus</i> AUC 0.791			
Variable	Porcentaje de contribución	Importancia de permutación	Valores de preferencia
Cov_tree- Cobertura arbórea	29.5	25.6	10-75
Bio3- Isotermicidad	24.3	19.3	30-37
Elevación	22.2	12.5	600-2500
Bio15- Estacionalidad de precipitaciones	19.2	33.4	15-40

<i>Distoleon tetragrammicus</i> AUC 0.791			
Variable	Porcentaje de contribución	Importancia de permutación	Valores de preferencia
Bio17- Precipitaciones del cuarto más seco	2.8	5.8	40-275
Bio6- Mínima temperatura del mes más frío	1.7	2.9	<10
Bio11- Media de temperatura del cuarto más frío	0.3	0.6	<51

En el género *Neuroleon* se han podido realizar los análisis de modelización de la distribución potencial en cuatro de las cinco especies. Los resultados fueron satisfactorios, con AUC de 0.829 en *N. arenarius*, 0.789 en *N. egenus*, 0.796 en *N. nemausiensis*, y 0.801 en *N. ocreatus*.

N. arenarius es una especie distribuida por buena parte de la Península Ibérica en la zona este y sur, aunque no conocida, al menos de momento, en el tercio noroeste (Fig. 7.8). Los hábitats de esta especie se caracterizan por escasas precipitaciones, sin grandes variaciones de temperatura (isotérmicos), cobertura vegetal débil, y poca elevación, radiación solar alta y suelos con sustratos no consolidados (Tabla 7.8).

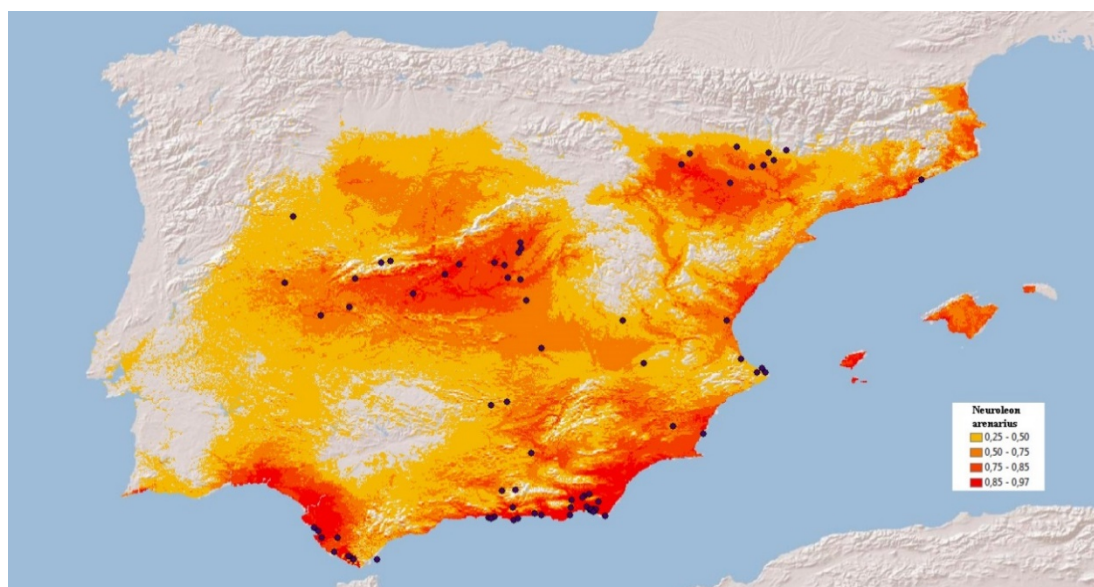


Figura 7.8. Mapa con el nicho ecológico potencial y datos de presencia de *Neuroleon arenarius* a partir del modelo realizado en MaxEnt. AUC 0.829.

Tabla 7.8. Variables utilizadas en la modelización de *Neuroleon arenarius* y valores de contribución al modelo, de permutación, y valores de preferencia de esta especie para cada variable.

<i>Neuroleon arenarius</i> AUC 0.829			
Variable	Porcentaje de contribución	Importancia de permutación	Valores de preferencia
Bio12- Precipitación anual	54.3	37.7	<400

<i>Neuroleon arenarius</i> AUC 0.829			
Variable	Porcentaje de contribución	Importancia de permutación	Valores de preferencia
Bio14- Precipitaciones del mes más seco	20.1	17.1	<5
Bio3-Isotermicidad	11.1	15.1	31-37
Cov_tree- Cobertura arbórea	4.1	1.1	<10
Elevación	3.5	6.6	<250
Sunrad_av-Media radiación solar	2.6	6.8	>5100
Litología	2.1	3	Depósitos no consolidados (aluviones, residuos de meteorizaciones y depósitos por arrastre)
Bio5- Temperatura máxima del mes más cálido	2.1	12.7	275-325

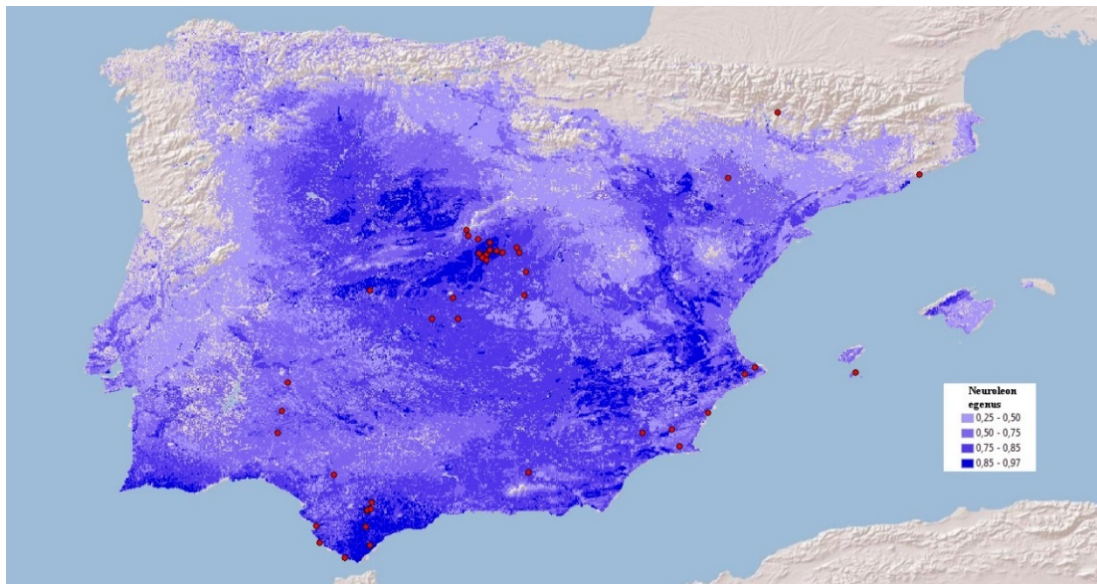


Figura 7.9. Mapa con el nicho ecológico potencial y datos de presencia de *Neuroleon egenus* a partir del modelo realizado en MaxEnt. AUC 0.789.

Tabla 7.9. Variables utilizadas en la modelización de *Neuroleon egenus* y valores de contribución al modelo, de permutación, y valores de preferencia de esta especie para cada variable.

<i>Neuroleon egenus</i> AUC 0.789			
Variable	Porcentaje de contribución	Importancia de permutación	Valores de preferencia
Bio15- Estacionalidad de precipitaciones	36.6	26.8	>33
Litología	24.5	9.2	Areniscas, y en menor medida arenas eólicas (arrastradas por viento)
Bio12- Precipitación anual	15	38.4	<500
Cov_tree- Cobertura arbórea	12.3	14.6	0-25

<i>Neuroleon egenus</i> AUC 0.789			
Variable	Porcentaje de contribución	Importancia de permutación	Valores de preferencia
Elevación	8	4.4	<1000
ndvi_av- Media índice actividad fotosintética	2.4	4.8	-0.5-0.5
Bio11- Media de temperatura del cuarto más frío	1.3	1.9	>110

N. egenus ha presentado el valor más bajo de AUC en este estudio (0.789). Probablemente nuevos datos de presencias son necesarios para aumentar el valor del estadístico. Los datos de distribución se acumulan en la región central de la Península, apareciendo en puntos del sur, sureste y noreste y no existiendo en el noroeste, lo que sugiere que, sin duda, debe estar presente en otros puntos (Fig. 7.9). Las características que parecen ser importantes en su distribución son elevada estacionalidad de precipitaciones (temporadas de lluvias existentes) pero no con demasiadas precipitaciones, suelos de areniscas y arenosos, poca cobertura vegetal (cov_tree y ndvi_av) y temperaturas mínimas no muy bajas (Tabla 7.9).

N. nemausiensis está distribuida por todo el territorio ibérico y Mallorca (Fig. 7.10). El mapa de su distribución potencial también incluye casi toda la región ibero-balear. Las altas cobertura arbórea, altitud y radiación solar, así como precipitaciones elevadas parecen ser sus principales preferencias (Tabla 7.10).

La última especie del género presente en la zona, *N. ocreatus*, ha sido citada en lugares bastante alejados entre sí (Fig. 7.11), resultando particularmente complicado su análisis estadístico y habiéndose optado por incluir más variables de las habituales (Tabla 7.11). Precipitaciones bajas, y altas temperaturas y radiación solar, unidas a un suelo arenoso, son características de los hábitats por los que esta especie muestra preferencias.

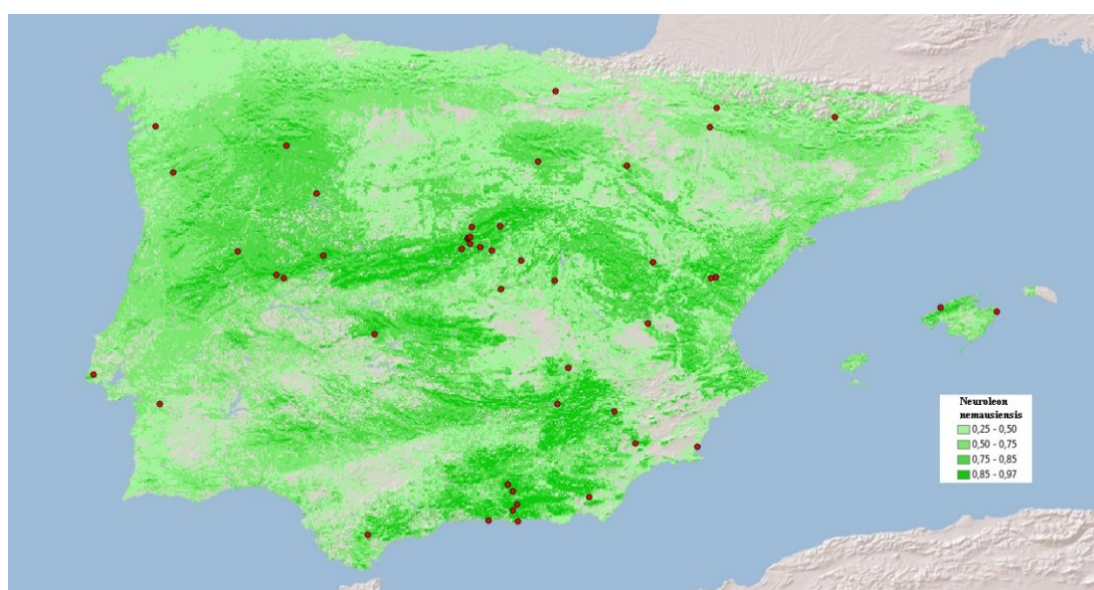
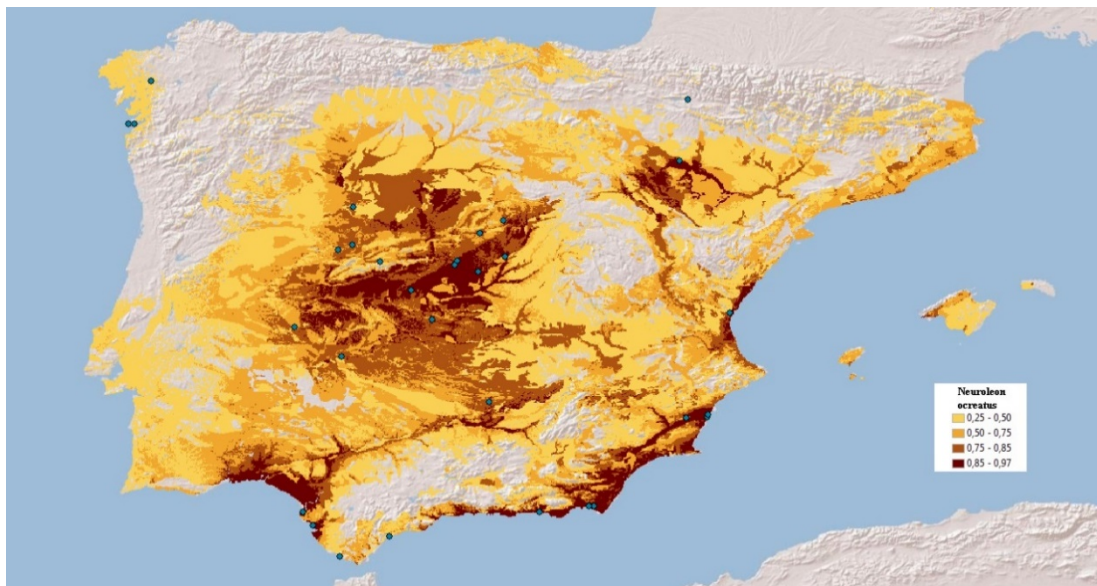


Figura 7.10. Mapa con el nicho ecológico potencial y datos de presencia de *Neuroleon nemausiensis* a partir del modelo realizado en MaxEnt. AUC 0.796.

Tabla 7.10. Variables utilizadas en la modelización de *Neuroleon nemausiensis* y valores de contribución al modelo, de permutación, y valores de preferencia de esta especie para cada variable.

<i>Neuroleon nemausiensis</i> AUC 0.796			
Variable	Porcentaje de contribución	Importancia de permutación	Valores de preferencia
Cov_tree- Cobertura arbórea	37.3	44.8	5-45
Sunrad_av- Media radiación solar	28.9	9.8	>5200
Elevación	13.3	5.9	>600
Bio17- Precipitaciones del cuarto más seco	9.6	27.1	30-100
Bio14- Precipitación anual	6.6	9.2	>1200
Bio3- Isotermicidad	3.3	1.9	33-38
Sunhours_av- Media horas de sol	1.1	1.3	8.5-12

**Figura 7.1.** Mapa con el nicho ecológico potencial y datos de presencia de *Neuroleon ocreatus* a partir del modelo realizado en MaxEnt. AUC 0.801.**Tabla 7.11.** Variables utilizadas en la modelización de *Neuroleon ocreatus* y valores de contribución al modelo, de permutación, y valores de preferencia de esta especie para cada variable.

<i>Neuroleon ocreatus</i> AUC 0.801			
Variable	Porcentaje de contribución	Importancia de permutación	Valores de preferencia
Bio12- Precipitación anual	44.7	28.6	<420
Litología	23.5	31.1	Arenas eólicas (arrastradas por viento), y en menor medida areniscas
Bio17- Precipitaciones del cuarto más seco	20.9	18.1	<20

<i>Neuroleon ocreatus</i> AUC 0.801			
Variable	Porcentaje de contribución	Importancia de permutación	Valores de preferencia
Bio1- Temperatura media anual	3.8	4.6	>170
Bio3- Isotermicidad	3.3	8.5	<37
Sunhours_av- Media horas de sol	1.7	2.9	>11.90
Bio7- Rango anual de tempertatura	1.6	3.7	280-350
Sunhours_av- Media horas de sol	0.4	2.4	>5000

La especie *Megistopus flavicornis* presenta una distribución en la Península Ibérica e Islas Baleares relativamente amplia. Presentó un estadístico AUC de 0.797, aunque las presencias puntuales que existen de la especie sugieren que está presente en más lugares (Fig. 7.12). Bajas precipitaciones con poca estacionalidad y baja isotermicidad, suelos de areniscas y depósitos no fijos, altitudes medias (500-1000) y suelos desnudos son sus preferencias de hábitat (Tabla 7.12).

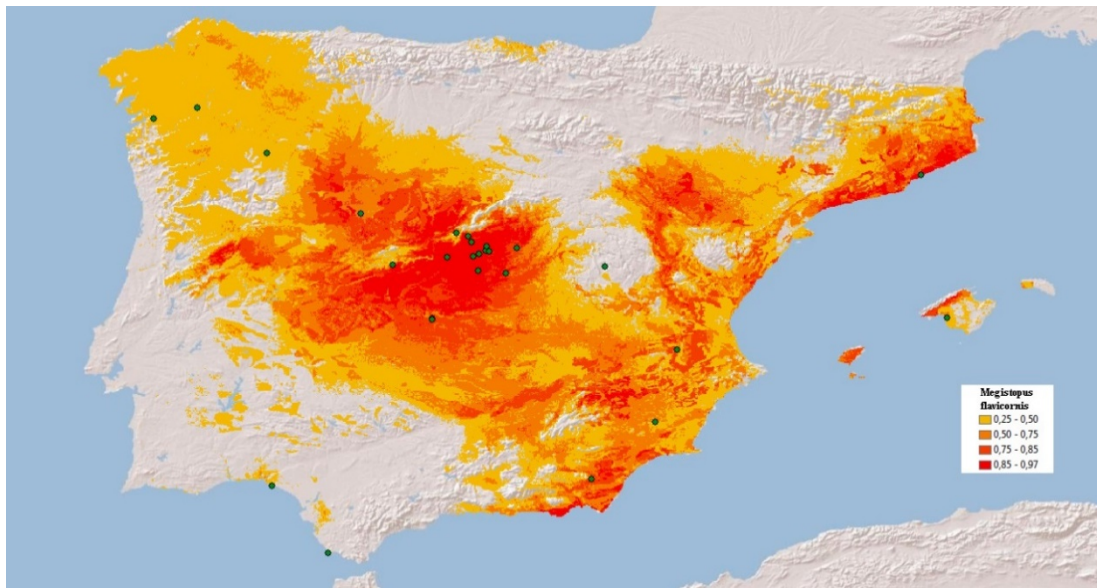


Figura 7.12. Mapa con el nicho ecológico potencial y datos de presencia de *Megistopus flavicornis* a partir del modelo realizado en MaxEnt. AUC 0.797.

Tabla 7.12. Variables utilizadas en la modelización de *Megistopus flavicornis* y valores de contribución al modelo, de permutación, y valores de preferencia de esta especie para cada variable.

<i>Megistopus flavicornis</i> AUC 0.797			
Variable	Porcentaje de contribución	Importancia de permutación	Valores de preferencia
Bio12- Precipitación anual	30.1	45.1	<500
Bio3- Isotermicidad	22.9	9.4	<36.5
Litología	21.1	13.5	Areniscas y depósitos no consolidados (aluviones, residuos de

<i>Megistopus flavicornis</i> AUC 0.797			
Variable	Porcentaje de contribución	Importancia de permutación	Valores de preferencia
Bio15- Estacionalidad de las precipitaciones	19.9	22.9	30-45 meteorizaciones y depósitos por arrastre)
Elevación	4.6	2.8	500-1000
Cov_bare- Cobertura de suelo desnudo	1.4	6.2	5-60

Tribu Myrmecaelurini

De esta tribu solamente está presente la especie *Myrmecaelurus trigrammus* en la Península Ibérica. Se trata de una especie con presencias en buena parte del territorio, aunque sin datos en el tercio noroeste (Fig. 7.13). El análisis realizado mostró un estadístico AUC alto (0.847), siendo una especie con preferencia de hábitats con bajas precipitaciones, elevadas temperaturas incluso en las épocas cálidas, que necesita cierta cobertura herbácea, elevada radiación, y suelos calcáreos y/o arenosos (Tabla 7.13).

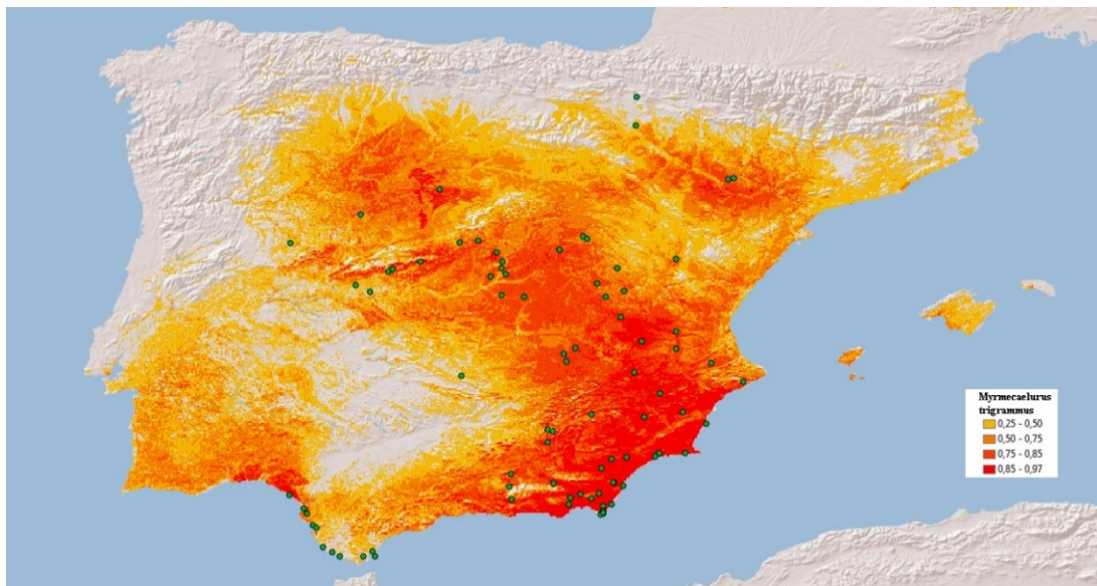


Figura 7.13. Mapa con el nicho ecológico potencial y datos de presencia de *Myrmecaelurus trigrammus* a partir del modelo realizado en MaxEnt. AUC 0.847.

Tabla 7.13. Variables utilizadas en la modelización de *Myrmecaelurus trigrammus* y valores de contribución al modelo, de permutación, y valores de preferencia de esta especie para cada variable.

<i>Myrmecaelurus trigrammus</i> AUC 0.847			
Variable	Porcentaje de contribución	Importancia de permutación	Valores de preferencia
Bio12- Precipitación anual	59.6	50.6	<420
Bio5-Temperatura máxima del mes más cálido	12.5	25.4	290-375

<i>Myrmecaelurus trigrammus</i> AUC 0.847			
Variable	Porcentaje de contribución	Importancia de permutación	Valores de preferencia
Cov_herb- Cobertura de herbáceas	10.7	11.7	45-70
Sunrad_av-Media de radiación solar	8.9	7.4	>5150
litología	8.3	4.9	Rocas calcáreas y arenas sólidas (arrastradas por viento)

Tribu Acanthaclisini

Las dos especies de esta tribu presentaron unos valores de estadísticos AUC elevados, siendo de 0.860 para *Acanthaclisis occitanica* y 0.882 en *Synclisis baetica*. La primera muestra preferencias por hábitats sin elevación sobre el nivel del mar, con suelos arenosos y de depósitos no consolidados, y precipitaciones estacionales, con baja isothermicidad (temperaturas constantes todo el año) (Tabla 7.14). Las presencias de la especie son fundamentalmente litorales aunque también existen registros de la zona central de la Península Ibérica (Fig. 7.14).

S. baetica prefiere también zonas bajas, con escasas precipitaciones, suelos arenosos, y en menor medida radiaciones y temperaturas relativamente altas (Tabla 7.15). Al igual que la especie anterior, está presente fundamentalmente en zonas litorales incluyendo las Islas Baleares, con algunas presencias en zonas interiores (Fig. 7.15).

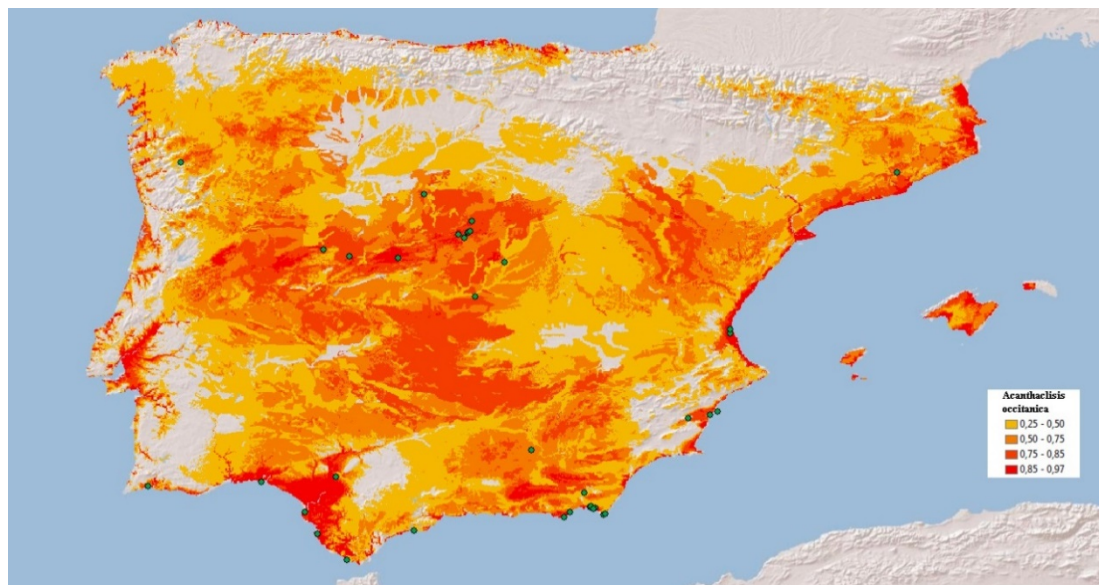
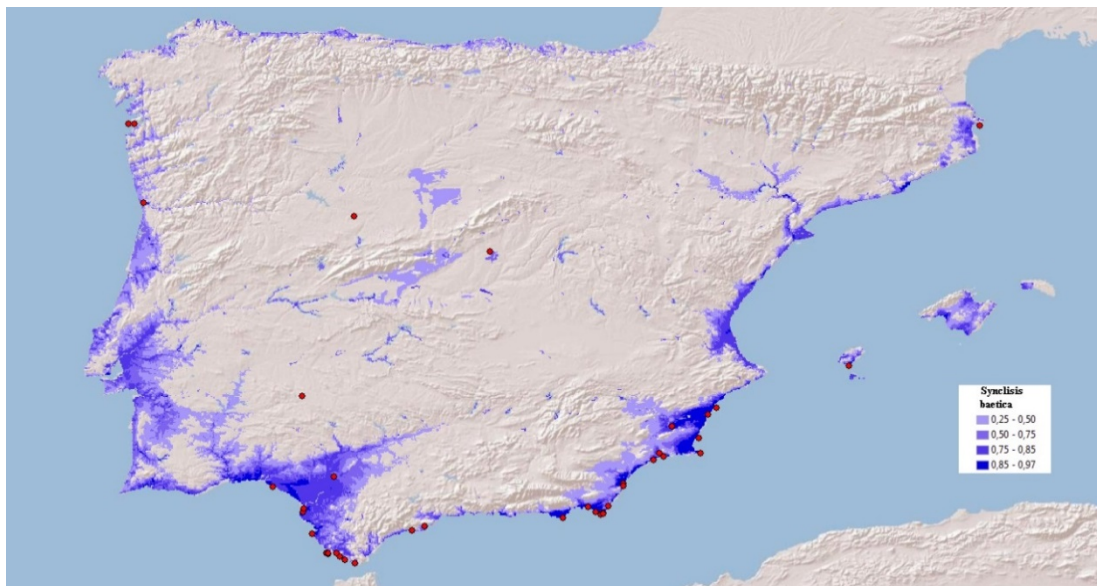


Figura 7.14. Mapa con el nicho ecológico potencial y datos de presencia de *Acanthaclisis occitanica* a partir del modelo realizado en MaxEnt. AUC 0.860.

Tabla 7.14. Variables utilizadas en la modelización de *Acanthaclisis occitanica* y valores de contribución al modelo, de permutación, y valores de preferencia de esta especie para cada variable.

<i>Acanthaclisis occitanica</i> AUC 0.860			
Variable	Porcentaje de contribución	Importancia de permutación	Valores de preferencia
Elevación	59	45.3	<20
Litología	18.5	7.4	Arenas eólicas (arrastradas por viento), y depósitos no consolidados (aluviones, residuos de meteorizaciones y depósitos por arrastre)
Bio15- Estacionalidad de las precipitaciones	11.8	26.5	>40
Bio3- Isotermicidad	10.6	20.8	<37

**Figura 7.15.** Mapa con el nicho ecológico potencial y datos de presencia de *Synclisis baetica* a partir del modelo realizado en MaxEnt. AUC 0.882.**Tabla 7.15.** Variables utilizadas en la modelización de *Synclisis baetica* y valores de contribución al modelo, de permutación, y valores de preferencia de esta especie para cada variable.

<i>Synclisis baetica</i> AUC 0.882			
Variable	Porcentaje de contribución	Importancia de permutación	Valores de preferencia
Elevación	49	64.5	<20
Bio12- Precipitación anual	39.8	18.8	<350
Litología	10.6	12.7	Arenas eólicas
Bio5- Temperatura máxima del mes más cálido	0.5	1.1	275-325

<i>Synclisis baetica</i> AUC 0.882			
Variable	Porcentaje de contribución	Importancia de permutación	Valores de preferencia
Sunrad_max- Máxima radiación solar	0.1	2.9	<7700

Tribu Myrmeleontini

En esta tribu se encuentran presentes en Península Ibérica e Islas Baleares, al menos, seis especies, cinco del género *Myrmeleon* (aunque se han modelizado cuatro de ellas) y una del género *Euroleon*.

Myrmeleon formicarius es una especie de zonas montanas en la Península Ibérica, y sus presencias son de sistemas montañosos de la mitad norte peninsular fundamentalmente (Fig. 7.16). Mostró un valor estadístico AUC de 0.880; siendo las características de los lugares que habita altitudes elevadas, con rocas calcáreas o ácidas a plutónicas intermedias, temperaturas medias relativamente bajas con precipitaciones altas, y una media de horas de sol típica de las zonas que habita (Tabla 7.16).

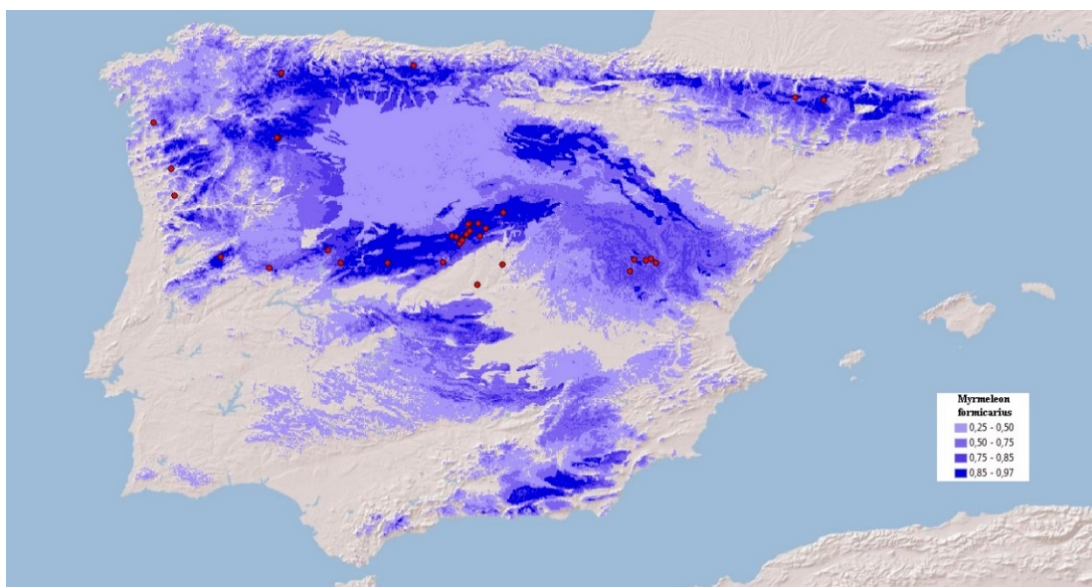


Figura 7.16. Mapa con el nicho ecológico potencial y datos de presencia de *Myrmeleon formicarius* a partir del modelo realizado en MaxEnt. AUC 0.880.

Tabla 7.16. Variables utilizadas en la modelización de *Myrmeleon formicarius* y valores de contribución al modelo, de permutación, y valores de preferencia de esta especie para cada variable.

<i>Myrmeleon formicarius</i> AUC 0.880			
Variable	Porcentaje de contribución	Importancia de permutación	Valores de preferencia
Elevación	62	41.3	>1000
Litología	28.9	32.3	Rocas calcáreas, y rocas ácidas a plutónicas intermedias
Bio1-Temperatura media anual	3.2	14.3	<110

<i>Myrmeleon formicarius</i> AUC 0.880			
Variable	Porcentaje de contribución	Importancia de permutación	Valores de preferencia
Bio12- Precipitación anual	3	11.8	>1100
Sunhours_av- Media horas de sol	2.9	0.3	9.5-11.9

M. gerlindae, por su parte, no presenta demasiados datos de presencia y estos se encuentran dispersos por buena parte de la península, no existiendo en el tercio noroeste ni en la zona levantina (Fig. 7.17). El modelo de distribución potencial obtenido mostró un AUC de 0.832. Las variables que influyeron son precipitaciones bajas, baja isothermicidad, pendiente del terreno acusada, alta radiación, y suelos calcáreos o de rocas ácidas a plutónicas (Tabla 7.17), siendo este tipo de litologías las mismas por las que mostró preferencias *M. formicarius*.

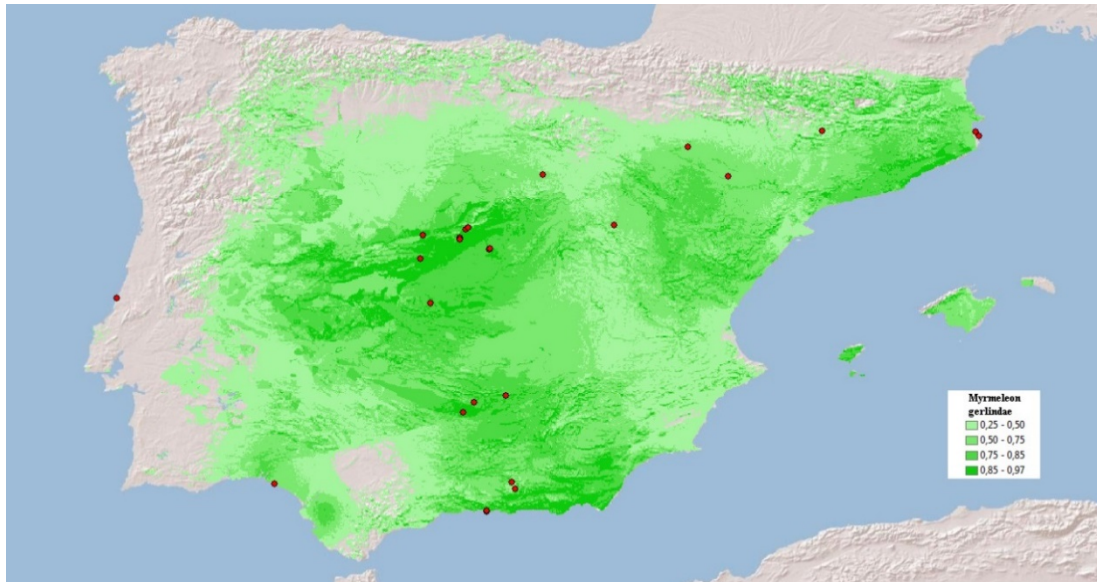


Figura 7.17. Mapa con el nicho ecológico potencial y datos de presencia de *Myrmeleon gerlindae* a partir del modelo realizado en MaxEnt. AUC 0.832.

Tabla 7.17. Variables utilizadas en la modelización de *Myrmeleon gerlindae* y valores de contribución al modelo, de permutación, y valores de preferencia de esta especie para cada variable.

<i>Myrmeleon gerlindae</i> AUC 0.832			
Variable	Porcentaje de contribución	Importancia de permutación	Valores de preferencia
Bio12- Precipitación anual	32.2	15.6	<650
Bio3- Isothermicidad	20.6	37.5	<37
Pendiente del terreno	17.7	11.7	>5
Sunrad_av- Media radiación solar	15.7	19.7	>5200
Litología	13.8	15.5	Rocas calcáreas, y rocas ácidas a plutónicas intermedias

M. inconspicuus, con AUC de 0.800, posee presencias en zonas de altitud baja, bajas precipitaciones, suelos de arenas o de arcillas, limos y margas, baja isotermicidad y radiación solar relativamente alta (Tabla 7.18). Distribuida ampliamente en buena parte de la península, está ausente en los sistemas montañosos más importantes (Fig. 7.18).

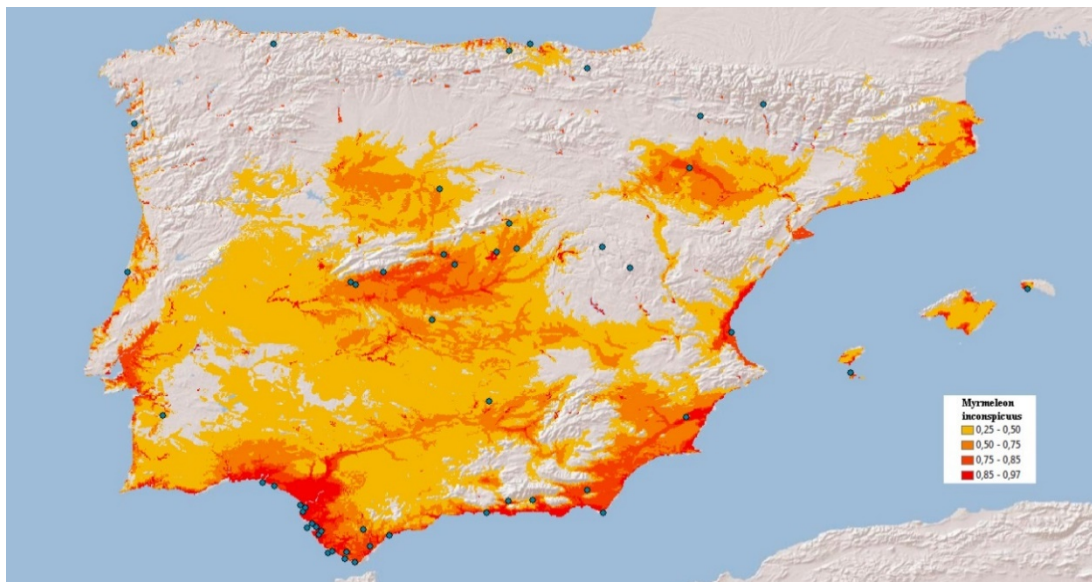


Figura 7.18. Mapa con el nicho ecológico potencial y datos de presencia de *Myrmeleon inconspicuus* a partir del modelo realizado en MaxEnt. AUC 0.800.

Tabla 7.18. Variables utilizadas en la modelización de *Myrmeleon inconspicuus* y valores de contribución al modelo, de permutación, y valores de preferencia de esta especie para cada variable.

<i>Myrmeleon inconspicuus</i> AUC 0.800			
Variable	Porcentaje de contribución	Importancia de permutación	Valores de preferencia
Elevación	35.8	28	<100
Bio17- Precipitaciones del cuarto más seco	34.3	26.5	<20
Litología	15.5	18.8	Arenas eólicas (arrastradas por viento) y suelos de arcillas, limos y margas
Bio12- Precipitación anual	11	19.6	<425
Bio3- Isotermicidad	2.2	6.1	<37
Bio1- Temperatura media anual	1.1	0.7	>165
Sunrad_max- Máxima radiación solar	0	0.3	Hasta 7700

M. hyalinus presentó el valor estadístico AUC más alto de todas las especies modelizadas: 0.951. Especie con muchas presencias litorales, y con escasas citas interiores en la península (Fig. 7.19), destacan entre sus preferencias de hábitat lugares secos, elevadas temperaturas y alta radiación, con suelos de areniscas o calcáreos, pudiendo existir cierta cobertura herbácea (Tabla 7.19).

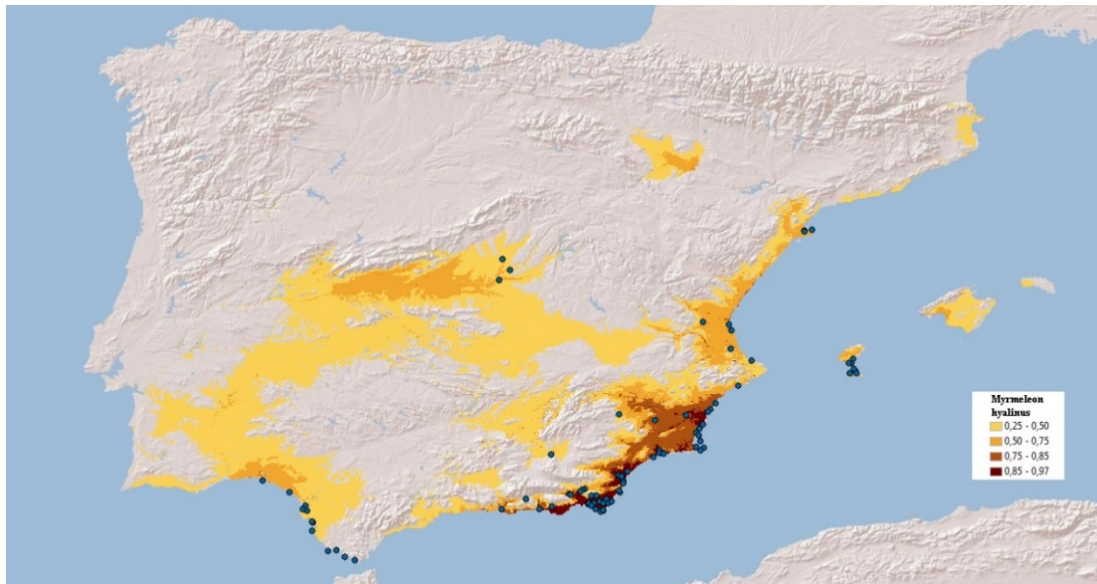


Figura 7.19. Mapa con el nicho ecológico potencial y datos de presencia de *Myrmeleon hyalinus* a partir del modelo realizado en MaxEnt. AUC 0.951.

Tabla 7.19. Variables utilizadas en la modelización de *Myrmeleon hyalinus* y valores de contribución al modelo, de permutación, y valores de preferencia de esta especie para cada variable.

<i>Myrmeleon hyalinus</i> AUC 0.951			
Variable	Porcentaje de contribución	Importancia de permutación	Valores de preferencia
Bio12- Precipitación anual	84.5	47.8	<300
Bio17-Media de temperatura del cuarto más seco	11.3	43.6	225-250
Sunrad_max- Máxima radiación solar	1.9	7.2	6500-7700
Litología	1.9	1.1	Areniscas y rocas calcáreas
Cov_herb- Cobertura de herbáceas	0.4	0.4	0-70

La última especie cuyo modelo potencial de distribución ha sido analizado es *Euroleon nostras*. Con un valor estadístico AUC de 0.905, es una especie que en la Península Ibérica prefiere hábitats con altitud elevada, con precipitaciones y temperaturas suaves (ni muy altas ni bajas), litologías de rocas débilmente metamórficas o calcáreas, y una media de horas de sol típica de los lugares donde está presente (Tabla 7.20). Se distribuye en los sistemas montañosos centrales de la península, con un dato de presencia en Sierra Nevada y algunas presencias aisladas en zonas del norte. Su modelo obtenido también muestra como distribución potencial principal las zonas montañosas (Fig. 7.20).

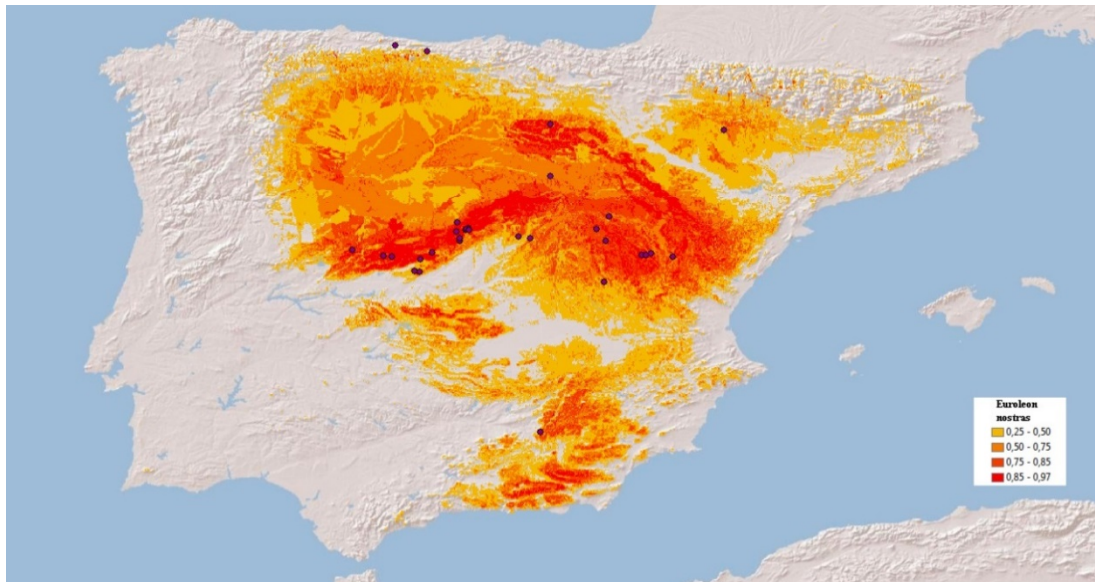


Figura 7.20. Mapa con el nicho ecológico potencial y datos de presencia de *Euroleon nostras* a partir del modelo realizado en MaxEnt. AUC 0.905.

Tabla 7.20. Variables utilizadas en la modelización de *Euroleon nostras* y valores de contribución al modelo, de permutación, y valores de preferencia de esta especie para cada variable.

<i>Euroleon nostras</i> AUC 0.905			
Variable	Porcentaje de contribución	Importancia de permutación	Valores de preferencia
Elevación	42.6	2	1000-2500
Bio12- Precipitación anual	18.4	45	380-660
Bio1-Temperatura media anual	15.3	42.3	30-110
Litología	14.5	5.6	Rocas débilmente metamórficas y rocas calcáreas
Sunhours_av- Media horas de sol	9.2	5.1	9-11.90

7.4. Discusión.

Los resultados obtenidos han mostrado valores en la estimación de la distribución potencial mediante AUC (Area Under Curve) por encima de 0,75, valor recomendado para este tipo de modelizaciones (Phillips y Dudik, 2008). Pese a que se trata de un valor de validación interna del modelo, y que nos da idea de cómo ha funcionado y, por tanto, no debe utilizarse para comparar los valores entre modelos, en este estudio este estadístico ha mostrado valores diversos entre las diferentes especies. Los valores del estadístico AUC obtenidos en este estudio son similares e incluso más altos que otras distribuciones modelizadas con MaxEnt en otros insectos como coleópteros (Marske *et al.*, 2009, 2011; Crawford y Hoagland, 2010; Evangelista *et al.*, 2011) o hemípteros (Fand *et al.*, 2014), y otros grupos animales (Lozier *et al.*, 2009; Cuyckens *et al.*, 2016; El-Gabbas *et al.*, 2016).

En las especies: *Myrmeleon hyalinus* (AUC 0,951), *Palpares hispanus* (AUC 0,933), *Creoleon aegyptiacus* (AUC 0,933), *Euroleon nostras* (AUC 0,905), *Synclisis baetica* (AUC 0,882), *Myrmeleon formicarius* (AUC 0,880), *Acanthaclisis occitanica* (AUC 0,860) y *Myrmecaelurus trigrammus* (AUC 0,847), el valor AUC fue muy alto. Estas especies parecen seleccionar hábitats específicos, y las variables ambientales escogidas han funcionado óptimamente. Sus modelos potenciales de distribución fueron congruentes con sus biología y tipos de hábitat conocidos. En la Península Ibérica e Islas Baleares, *M. hyalinus* ha sido encontrado en dunas arenosas o depósitos arenosos internos (Monserrat y Acevedo, 2013), y es una especie fuertemente relacionada con ambientes muy cálidos, áridos y arenosos (Aspöck *et al.*, 1980; Monserrat y Acevedo, 2013), como han demostrado los resultados obtenidos. *Palpares hispanus* es un elemento mediterráneo, conocido en la Península Ibérica de la parte central y especialmente de sus zonas meridionales, habitando en medios abiertos y soleados (Aspöck *et al.*, 1980; Monserrat y Acevedo, 2013). *Creoleon aegyptiacus* es una especie que en la Península Ibérica y Baleares se encuentra en zonas de influencia mediterránea en lugares cálidos y con escasa precipitación (Aspöck *et al.*, 1980; Monserrat y Acevedo, 2013). *E. nostras* es típico de áreas montañosas en la Península Ibérica (Monserrat y Acevedo, 2013), y el modelo de distribución obtenido con las variables utilizadas se corresponde con este hecho; sin embargo, esta especie parece tener preferencias diferentes en el tipo de hábitat dependiendo de la latitud, ya que habita en dunas arenosas en el norte de Europa evitando este tipo de ambientes en el sur de este continente, donde muestra una distribución en áreas montañosas (Steffan, 1975; Krivokhatsky, 1994, 2011; Monserrat y Acevedo, 2013; Badano y Pantaleoni, 2014). *S. baetica* está asociada estrictamente a biotopos arenosos extensivos con una cubierta vegetal limitada, por lo que es un elemento característico de dunas costeras arenosas y abiertas como se ha demostrado en estos análisis, aunque también ha sido citado de hábitats arenosos internos (Aspöck *et al.*, 1980; Monserrat y Acevedo, 2013; Badano y Pantaleoni, 2014). *Myrmeleon formicarius* es un taxón palaeártico de zonas elevadas; en la Península Ibérica es conocida mayoritariamente de su tercio septentrional y en zonas montañosas de latitudes más meridionales como se observa en los resultados (Aspöck *et al.*, 1980; Stange, 2004; Monserrat y Acevedo, 2013). *Acanthaclisis occitanica* es conocida en la Península Ibérica y Mallorca en zonas de influencia mediterránea, cálidas, secas y con poca altitud (Aspöck *et al.*, 1980; Stange, 2004; Monserrat y Acevedo, 2013). *M. trigrammus* está asociada con pastizales y prados (Monserrat y Acevedo, 2013); como las larvas de esta especie puede tanto cazar al acecho como fabricar trampas de caída en forma de cono para capturar a sus presas, tienden a seleccionar sus hábitats cerca de penachos de plantas herbáceas en lugares

cálidos y con pocas precipitaciones (Popov, 1984; New, 1986; Elimelech y Pinshow, 2008; Monserrat y Acevedo, 2013), como muestran los resultados.

Por otro lado, un grupo de otras 8 especies mostraron valores de AUC algo más bajos, probablemente debido a diversos factores. En este grupo se encuentran *Distoleon annulatus* (AUC 0,833), *Neuroleon arenarius* (AUC 0,829), *Myrmeleon gerlindae* (AUC 0,832), *Creoleon lugdunensis* (AUC 0,805), *Neuroleon ocreatus* (AUC 0,805), *Palpares libelluloides* (AUC 0,800), *Macronemurus appendiculatus* (AUC 0,800) y *Myrmeleon inconspicuus* (AUC 0,800). *Distoleon annulatus* y *Neuroleon arenarius* muestran clara preferencia por lugares secos y cálidos típicamente mediterráneos (Monserrat y Acevedo, 2013) como demuestran sus modelos potenciales obtenidos, aunque nuevos datos de presencia podrían aumentar el valor estadístico AUC. Algo similar le ocurre a la especie *Myrmeleon gerlindae*, especie vicariante ecológica de la estrechamente relacionada *M. formicarius*, a la que reemplaza en biotopos más xéricos (Monserrat y Acevedo, 2013; Badano y Pantaleoni, 2014). En el caso de las especies *Creoleon lugdunensis*, *Macronemurus appendiculatus* y *Myrmeleon inconspicuus*, se encuentran ampliamente distribuidas en la Península Ibérica y son ubiquistas (Aspöck *et al.*, 1980; Monserrat y Acevedo, 2013; Badano y Pantaleoni, 2014), por lo que a pesar de haberse utilizado hasta 7 variables en cada una de ellas en los modelos realizados, no se ha podido obtener un valor más elevado de sus estadísticos. *Neuroleon ocreatus* es una especie con un número de presencias no muy elevado, pero que están muy esparcidas por toda la Península ibérica e Islas Baleares; pese a que tiene preferencias por lugares no muy húmedos, cálidos y con cierta cobertura vegetal, probablemente un mayor número de presencias aumentarían los valores del estadístico en los resultados obtenidos. *Palpares libelluloides* presenta una clara afinidad por sustratos calcáreos o arcillosos, aunque debido a las escasas presencias que han podido utilizarse, el estadístico no resultó muy elevado.

Por último, 4 especies analizadas mostraron un valor estadístico por debajo de 0,800. Se trata de *Neuroleon nemausiensis* (AUC 0,796), *Megistopus flavicornis* (AUC 0,797), *Distoleon tetragrammicus* (AUC 0,791) y *Neuroleon egenus* (AUC 0,789). Para estas especies se debe tratar de obtener nuevos datos de presencias que pudieran ayudar a caracterizar los hábitats donde se encuentran distribuidos y conseguir modelizaciones con estadísticos más altos. Además, en el caso de *N. egenus*, se ve claramente que hay un sesgo en la zona central de la península, habiéndose visto afectada la significatividad de los resultados.

A pesar de que las hormigas león han sido típicamente descritas como típicos habitantes de ambientes áridos y xéricos (Aspöck *et al.*, 1980; New, 1989; Mansell, 1999; Stange, 2004), algunos estudios han mostrado diferencias en la elección de hábitats y microhábitats entre especies (Lucas, 1989; Farji-Brener, 2003; Devetak *et al.*, 2005; Scharf y Ovadia, 2006; Scharf *et al.*, 2008a, b). Sólo se han realizado unos pocos estudios sobre los factores a gran escala que influyen en la distribución Myrmeleontidae (Erasmus *et al.*, 2000; Mansell y Erasmus, 2002). Erasmus *et al.* (2000) realizaron un análisis en una serie de especies sudafricanas, evidenciando que la distribución de estos taxones estaba influida por factores de temperatura y precipitaciones. Mansell y Erasmus (2002) estudiaron la distribución de la tribu Palparini en diferentes biomas de Sudáfrica mediante modelos de SIGs (sistemas de información geográfica) y de cambio climático, concluyendo que la gran radiación de

especies de esa tribu en la zona se debe a la variedad en el clima, y consecuentemente en la vegetación y tipos de suelos.

Sin embargo, los adultos viven cortos períodos de tiempo, ocupando únicamente algunas semanas del ciclo biológico, que ha sido descrito como de 2 a 6 años (Steffan, 1975; Popov, 1984; New, 1986). Además, no son grandes voladores y presentan poca capacidad de dispersión (Farji-Brener *et al.*, 2008). Esto sugiere que las preferencias ecológicas de los adultos y su habilidad de dispersión no son un factor muy importante en su distribución si se compara con los requerimientos de sus fases larvarias. De las ocho especies con mayor AUC obtenido, se han obtenido en diversas ocasiones las larvas de siete de ellas (*Myrmeleon hyalinus*, *Creoleon aegyptiacus*, *Euroleon nostras*, *Synclisis baetica*, *Myrmeleon formicarius*, *Acanthaclisis occitanica* y *Myrmecaelurus trigrammus*), y únicamente *Palpares hispanus* no es conocida en estas fases de su desarrollo; el hecho de poder caracterizar el hábitat de sus larvas probablemente ha influido en la obtención de estos elevados valores estadísticos.

La mayoría de los trabajos sobre la ecología de esta familia están basados en sus fases larvarias, concretamente en características de las trampas de caída, su comportamiento y la selección de microhábitat (Lucas, 1989; Gotelli 1993; Farji-Brener 2003; Gatti y Farji-Brener, 2002; Devetak *et al.* 2005, 2007; Scharf y Ovadia, 2006; Scharf *et al.*, 2008a, 2008b; Burguess, 2009; Barkae *et al.*, 2010; Klokočovník *et al.*, 2012; etc.). Se ha demostrado que el tamaño de las partículas del sustrato influyen en la biología de las larvas de hormigas león en cuanto a su actividad depredadora y la construcción de sus famosas trampas de caída (Lucas, 1982, 1986, 1989; Lomáscolo y Farji-Brener, 2001; Botz *et al.*, 2003; Devetak *et al.*, 2005, 2012), en la eficiencia de captura de presas en sus trampas (Farji-Brener, 2003), y en la transmisión de señales de vibración (Devetak *et al.*, 2007). También la textura, humedad, temperatura en superficie y la hojarasca del suelo afectan a la idoneidad de hábitat, habiéndose demostrado en las larvas de Myrmeleontidae que construyen trampas de caída (McLure, 1976; Simberloff *et al.*, 1978; Boake *et al.*, 1984; Marsh, 1987; Lucas, 1989; Gotelli, 1993; Gatti y Farji-Brener, 2002; Farji-Brener, 2003; Devetak *et al.*, 2005, 2007; Klokočovník *et al.*, 2012). La relevancia de las variables bioclimáticas, de radiación solar, de vegetación, y la litología en los modelos confirman los estudios previos sobre sus efectos a escala local en los estadios larvarios de esta familia (Marsh, 1987; Gotelli, 1993; Morrison, 2004; Scharf *et al.*, 2008a, b, c; Devetak *et al.*, 2012).

Por tanto, como también se concluye en este estudio, la distribución de las hormigas león parece fuertemente influenciada por las condiciones bioclimáticas, características del suelo, y la cobertura vegetal. Los factores que afectan a distribución de las distintas especies varían, descartando que se trate de una familia distribuida únicamente en climas cálidos y xéricos. Además, los requerimientos de hábitat de las larvas son extremadamente estrictos en algunas especies, permitiendo atribuirles un potencial rol como bioindicadoras (Gepp, 2010; Badano y Pantaleoni, 2014).

Como se ha dicho (ver III: Material y Métodos), MaxEnt estima la idoneidad de una localidad para la presencia de especies en función de su similitud ecológica respecto a su hábitat conocido previamente basándose en un conjunto de variables ambientales (Phillips *et al.*, 2006; Phillips y Dudik, 2008). Fue elegido para este trabajo debido a su funcionamiento eficiente cuando se trabaja exclusivamente con datos de presencia (Phillips y Dudik, 2008); es una ventaja significativa, ya que este

tipo de fauna es difícil de recolectar, haciendo complicado aseverar si una especie está realmente ausente en una localidad. Además, ha sido utilizado exitosamente en otros artrópodos previamente (Marske *et al.*, 2009, 2011; 2012; Crawford y Hoagland, 2010; Evangelista *et al.*, 2011; Band *et al.*, 2014; Staunton *et al.*, 2014), y esto ha incrementado durante los últimos años el número de trabajos con insectos y otros invertebrados basados en modelizaciones de nicho ecológico utilizando MaxEnt (por ejemplo Fiaboe *et al.*, 2012; Cao *et al.*, 2013; Fuller *et al.*, 2013; Marchán *et al.*, 2015). En este estudio, ha demostrado una elevada eficacia para la modelización del nicho potencial de distribución de las especies íbero-baleáricas de Myrmeleontidae, añadiéndose a la evidencia de este enfoque analítico de ser útil para estudiar la fauna de artrópodos. También proporciona información valiosa sobre los factores ambientales que influyen en la selección de hábitat de los taxones: aquí, se han podido caracterizar las preferencias ecológicas diferentes de las especies de hormigas león.

Los modelos obtenidos aportan una información muy valiosa desde el punto de vista de la realización de muestreos. En ellos, aparecen las regiones del territorio con alta calidad para la presencia de cada especie, permitiendo seleccionar las zonas de trabajo de campo *a priori* para la recolección de cada taxón.

Además, la metodología utilizada en este estudio podría ser implementada en otras especies y/o en otros lugares para comparar las preferencias de hábitat dentro de este interesante grupo. Estos estudios permitirían avances significativos en el conocimiento de la ecología de esta familia, poco conocida en este aspecto, y que en sus estadios larvarios es uno de los grupos de depredadores más relevantes de la fauna del suelo. La abundancia de hormigas-león, unido a sus hábitos depredadores, ejercen una influencia importante en la regulación de los artrópodos que viven tanto en el suelo (epígeas) como en los árboles. Por otro lado, muchas especies están restringidas a determinados hábitats y biomas (Erasmus *et al.*, 2000; Mansell y Erasmus, 2002), y su sensibilidad a las alteraciones ecológicas, los convierte en excelentes bioindicadores de la degradación del medio (Mansell, 1999; Gepp, 2010). Por tanto, el conocimiento de sus nichos ecológicos y los factores que influyen en su distribución es de gran importancia por su papel ecológico.

V. CONCLUSIONES

Los objetivos que se establecieron al comenzar esta Tesis Doctoral se han cumplido satisfactoriamente. Se han estudiado 4703 ejemplares de Myrmeleontidae, de los cuales 974 eran fases larvarias. Con todo el material estudiado y las referencias bibliográficas sobre la familia en la Península Ibérica e Islas Baleares, se ha creado una base de datos que incluye 4201 registros. Se ha aumentado el conocimiento de la fauna de Myrmeleontidae en la Península Ibérica e Islas Baleares de forma importante, en aspectos como su taxonomía, su morfología, su distribución (real y potencial), su biología y su filogenia. Estos aspectos servirán para ser utilizados en futuros estudios integrativos sobre esta familia a nivel global, no solamente en el territorio íbero-baleárico. Las principales conclusiones que se han conseguido durante este estudio se exponen a continuación.

Taxonomía.

Se han identificado un total de 26 especies de Myrmeleontidae presentes en la fauna de la Península Ibérica e Islas Baleares, una de las cuales ha sido descrita como nueva especie durante el presente estudio.

Han sido registradas las sinonimias y combinaciones nomenclaturiales no válidas que se han empleado para designar a las especies íbero-baleáricas de Myrmeleontidae.

Se ha descartado la presencia de siete especies en la Península Ibérica e Islas Baleares que habían sido previamente citadas de forma errónea en el territorio.

La especie *Myrmeleon almohadarum* Badano, Acevedo, Pantaleoni y Monserrat, 2016 ha sido descrita del sur de la Península Ibérica y del norte de Túnez. Se trata de una especie perteneciente al complejo de especies “*Myrmeleon inconspicuus*”.

Morfología de adultos.

Se ha establecido una terminología precisa, ilustrada y estandarizada en castellano para los caracteres morfológicos de los imagos de Myrmeleontidae.

Se aporta una clave de identificación ilustrada a nivel de género y específico para identificar los imagos de esta familia. Se emplean caracteres de morfología externa sencillos para facilitar las identificaciones.

Morfología externa de los estadios larvarios.

Se han aportado e ilustrado los caracteres más importantes taxonómicamente para el estudio de las fases larvarias, estandarizando su nomenclatura en castellano.

De las 26 especies consideradas, se describen las larvas de 24 de ellas. Todos los géneros presentes en el territorio están representados, al menos, por una especie en las descripciones.

Se aportan claves de identificación a nivel de género y especie de los estadios larvarios.

El estudio mediante microscopía electrónica ha permitido identificar siete tipos de setas; algunos exclusivos de una sola especie, género o tribu.

Mediante la información obtenida y las referencias bibliográficas previas, se han aportado caracteres larvarios diagnósticos de cada género.

Se han utilizado los caracteres estudiados para discutir sus posibles implicaciones en la sistemática de la familia.

Las especies que construyen trampas de caída comparten un conjunto de caracteres, cuyo valor adaptativo para este método de depredar se discute.

Hasta ocho tipos de sensilas han sido identificados en estas larvas, que son constantes tanto en su presencia como en su densidad en todas las especies estudiadas.

Por primera vez se ha estudiado la morfología del segmento abdominal X, donde se han podido identificar hasta tres tipos de sensilas.

Anatomía interna de los estadios larvarios.

El microCT es una técnica no invasiva, que permite realizar estudios precisos de la anatomía interna de las larvas de Myrmeleontidae. Los ejemplares analizados, pueden ser reutilizados posteriormente para otros fines y técnicas de estudio.

La técnica del microCT da una visión integradora de la morfología y la anatomía funcional, permitiendo “viajar” dentro del animal en las tres dimensiones del espacio. Los diferentes órganos y estructuras pueden ser estudiados *in situ* y en su posición natural.

La técnica del microCT permite abrir una vía de investigación con la que obtener información que se podrá incorporar para realizar análisis más complejos, y estudios mediante esta técnica podrían ayudar a realizar estudios filogenéticos.

Se han descrito los sistemas y estructuras internos de la larva de *Synclisis baetica* (Rambur, 1842) con gran precisión gracias a esta técnica.

Los sistemas digestivo y excretor que presentan, así como el tipo de glándulas identificadas, muestran una perfecta adaptación a habitar en medios sammófilos.

Se ha demostrado que, en general, la morfología interna de estas larvas estaba bien descrita, exceptuando el sistema glandular en el que se han identificado cuatro tipos de estructuras glandulares.

Biología.

Se han registrado las fenologías y distribuciones altitudinales de cada especie con los datos obtenidos en sus medios naturales.

Se han identificado cuatro métodos de captura de presas en las larvas: cazadores al acecho, cazadores activos mediante persecución a la presa, fabricantes de trampas de caída obligados y fabricantes de trampas de caída facultativos.

La duración en el desarrollo larvario de las especies de Acanthaclisini es de más de tres años, siendo las especies íbero-baleáricas más longevas de las que se han podido estudiar (no se ha podido estudiar el tiempo de desarrollo larvario en la tribu Palparini).

Se han obtenido cuatro especies de parasitoides, de las que tres han podido ser identificadas, y una especie, *Lasiochalcidia dargelasii*, no había sido citada hasta ahora de la Península Ibérica o Islas Baleares.

Filogenia.

Se ha realizado un análisis filogenético con información molecular y morfo-ecológica. Se han analizado 40 especies, incluyendo 25 de la Península Ibérica e Islas Baleares (todas las íbero-baleáricas a excepción de *Neuroleon distichus*). Se ha establecido una base preliminar para un futuro análisis filogenético que incluya miembros de todos los grupos, buscando establecer una clasificación global de la familia basada en grupos monofiléticos.

En los análisis filogenéticos realizados, Myrmeleontini, Brachynemurini, y Palparini forman grupos monofiléticos en todos los resultados obtenidos.

Nemoleontini es la única tribu que no se ha obtenido monofilética en ninguno de los análisis filogenéticos.

Las especies *Solter liber* y *Myrmecaelurus trigrammus* nunca se han recuperado como hermanas en los resultados, lo que apoya que se mantengan en tribus separadas: Gepini (*S. liber*) y Myrmecaelurini (*M. trigrammus*).

La posición de las especies analizadas del género *Palpares*, siempre dentro del clado correspondiente a la subfamilia Myrmeleontinae, pone en duda la validez de la subfamilia Palparinae a la que se considera que pertenecen.

Según los resultados, el desarrollo del comportamiento de construcción de trampas de caída ha debido aparecer en más de una ocasión en la historia evolutiva de esta familia.

Distribución potencial.

La modelización del nicho ecológico mediante MaxEnt ha demostrado su eficacia durante este estudio para las especies de Myrmeleontidae. Esta técnica podría

ser implementada en otras especies y/o en otros lugares para comparar las preferencias de hábitat dentro de este grupo.

La distribución de las especies de Myrmeleontidae está influenciada por las condiciones bioclimáticas, características del suelo, la altitud y la cobertura vegetal. Los factores que afectan a las distintas especies varían entre ellas.

La relevancia de las variables bioclimáticas, de radiación solar y de litología en los modelos realizados confirman los estudios previos sobre sus efectos a escala local, hasta ahora realizados, en esta familia, únicamente en los estadios larvarios fabricantes de trampas de caída.

Los modelos obtenidos permitirán optimizar, en el futuro, el esfuerzo de muestreo y la búsqueda de lugares idóneos para recolectar las distintas especies.

V. CONCLUSIONS

The objectives established at the beginning of this Doctoral Thesis have been satisfactorily fulfilled. A total of 4703 specimens of Myrmeleontidae have been studied, of which 974 were larval stages. This information, combined with bibliographical references for the family in the Iberian Peninsula and Balearic Islands, has been used to create a database with 4201 records. The knowledge of the Myrmeleontidae fauna in the Iberian Peninsula and the Balearic Islands has increased significantly, in aspects such as its taxonomy, its morphology, its distribution (real and potential), its biology and its phylogeny. These aspects will serve to be used in future studies on this family at a global level, and not only to those restricted to the Iberian-Balearic territory. The main conclusions that have been obtained during this study are set out below.

Taxonomy.

A total of 26 species of Myrmeleontidae have been identified in the fauna of the Iberian Peninsula and Balearic Islands, one of them described as a new species during the present study.

The synonyms and invalid nomenclatural combinations that have been used to designate the Iberian-Balearic species of Myrmeleontidae have been reviewed and recorded.

The presence of seven species, erroneously cited in the Iberian Peninsula and Balearic Islands, has been disregarded.

The species *Myrmeleon almohadarum* Badano, Acevedo, Pantaleoni y Monserrat, 2016 has been described from the south of the Iberian Peninsula and northern Tunisia. It is a species belonging to "*Myrmeleon inconspicuus* " complex of species.

Morphology of the adults.

A precise, illustrated and standardized terminology has been established in Spanish for the morphological characters of the Myrmeleontidae imagoes.

A key for species and genera identification is provided for all the Ibero-Balearic imagoes of this family, based on conspicuous external features.

External morphology of larval stages.

The most important larval characters have been described and illustrated, and their nomenclature has been standardized in Spanish.

The description of the larvae of 24 species out of the 26 species included in this PhD thesis is provided accounting for all the genera present in the Ibero-Balearic territory.

A key for species and genera identification is provided for all the Ibero-Balearic larvae of this family, based on conspicuous external features.

SEM observations were used to identify seven types of setae; some exclusive of a single species, genus or tribe.

The diagnostic features of each genus have been provided, using both bibliographical information and information obtained in this study.

The possible implications of all studied morphological larval characters in the systematics of the Myrmeleontidae has been discussed

All pit-fall builders species share a set of characters, with potential adaptative value.

Eight types of *sensilla* have been identified in myrmeleontid larvae, showing similar patterns in terms of occurrence and density in all the studied species.

For the first time, the morphology of the abdominal segment X has been studied, bearing three types of *sensilla*.

Internal anatomy of larval stages.

MicroCT is a noninvasive technique that allows accurate observations of the internal anatomy of Myrmeleontidae larvae. The specimens analyzed can be reused later for other purposes and studies.

MicroCT technique gives an integrative view of morphology and functional anatomy, allowing to "travel" through the animal in all three dimensions of space. The different organs and structures can be studied *in situ* and in their natural position.

MicroCT technique allows new research perspectives, as it allows obtaining new information for functional, phylogenic or anatomical studies.

The internal anatomy of the larva of *Synclisis baetica* (Rambur, 1842) has been described with greater precision using this technique.

The digestive and excretory systems they present, as well as the type of glands identified, show a perfect adaptation to inhabit psammophilic environments.

Although the internal anatomy of Myrmeleontidae larvae was generally well described by previous studies, by using microCT we were able to show the presence of a complex glandular system with at least four types of glandular structures.

Biology.

The phenologies and altitudinal distributions of each species have been recorded with the data obtained in their natural environments.

Four methods of larval preying strategies have been identified: sit-and-wait predator, active hunters by means of pursuing their preys, obligate pit-fall traps constructors and facultative pit-fall traps constructors.

The larval development of the Acanthaclisini species spans along more than three years, being the most long-lived species of Ibero-Balearic species (the time of larval development in the Palparini tribe has not been studied).

Four species of parasitoids have been obtained, and three of them have been identified. One species of the species, *Lasiochalcidia dargelasii*, has not been ever cited from the Iberian Peninsula or Balearic Islands.

Phylogeny.

A phylogenetic analysis combining molecular and morph-ecological information has been carried out, including 40 species, 25 of them present in the Iberian Peninsula and Balearic Islands (all Iberian-Balearic species except for *Neuroleon distichus*). A preliminary basis for future phylogenetic analysis that could include members of all groups has been established, seeking to establish a systematic global family classification.

Myrmeleontini, Brachynemurini, and Palparini formed monophyletic groups in all the results obtained.

Nemoleontini was the only tribe that has not obtained as monophyletic in any of the phylogenetic analyzes.

The relative position of *Solter liber* and *Myrmecaelurus trigrammus*, never recovered as sister species in the results obtained, supports that they should be maintained in separate tribes: Gepini (*S. liber*) and Myrmecaelurini (*M. trigrammus*).

Similarly, the two analyzed species of the genus *Palpares* were recovered nested within Myrmeleontini, doubts the status of subfamily Palparinae.

According to the results, the behavior of pit-fall traps construction seems to have appeared more than one occasion in the evolutionary history of Myrmeleontidae.

Potential distribution.

The ecological niche modeling using MaxEnt has been shown to be effective during this study for Myrmeleontidae species. This technique could be implemented in other species and / or other regions to compare habitat preferences within this group.

The distribution of species of Myrmeleontidae is influenced by the bioclimatic conditions, soil characteristics, altitude and vegetation cover. The factors that affect the different species vary between them.

The relevance of the bioclimatic, solar radiation and lithology variables in the models confirmed the previous studies on their effects at local level, so far carried out, in this family, only pit-fall traps constructors larvae.

The models obtained will allow to optimize, in the future, the effort of sampling and the search of suitable places to collect the different species.

VI. BIBLIOGRAFÍA.

Ábrahám, L., 1998. *Micomitra stupida* (Diptera, Bombyliidae): a new parasite of *Euroleon nostras* (Neuroptera, Myrmeleontidae). *Dunántúli Dolgozatok (A) Természettudományi Sorozat [=Studia Pannonica (A) Series Historico-Naturalis]*, 9: 421-422.

Ábrahám, L., 2012. "On the other hand, what is this Eastern *aeschnoides*?" (Morton 1926) – an undescribed *Palpares* species from the Eastern Mediterranean (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Natura Somogyiensis*, 22: 65-102.

Ábrahám, L. y Papp, Z., (1990) Preliminary report on the larva of *Myrmecaelurus zigan* Aspöck, Aspöck y Hölzel, 1980 (Planipennia: Myrmeleontidae). *Folia Historico-Naturalia Musei Matraensis*, 15: 37–42.

Acevedo, F., Monserrat, V.J. y Badano, D., 2013. The larvae of the two European species of genus *Distoleon*: *D. annulatus* (Klug, 1834) and *D. tetragrammicus* (Fabricius, 1798). A comparative description (Insecta, Neuroptera: Myrmeleontidae). *Zootaxa*, 3721 (5): 488–494.

Acevedo, F., Badano D. y Monserrat, V. J., 2013. The larva of *Tricholeon relictus* Hölzel y Monserrat, 2002 a synanthropic antlion (Neuroptera, Myrmeleontidae). *Zootaxa*, 3835 (3): 364-370.

Acker, T. S., 1960. The comparative morphology of the male terminalia of Neuroptera (Insecta). *Microentomology*, 24: 25-83.

Adams, P. A., 1969. A new genus and species of Osmylidae (Neuroptera) from Chile and Argentina, with a discussion of Planipennian genitalic homologies. *Postilla*, 141: 1-11.

Agnew, C. W., 1983. Mounting and preserving Neuroptera for scientific study. *Entomological News, Philadelphia*, 94: 205-212.

Akoudjin, M. y Michel, B., 2011. A new species of *Palpares* Rambur (Neuroptera: Myrmeleontidae) with an identification key to the species of West Africa. *Zootaxa*, 2792: 33-40.

Alba-Tercedor, J., 2014. From the sample preparation to the volume rendering images of small animals: A step by step example of a procedure to carry out the micro-CT study of the leafhopper insect *Homalodisca vitripennis* (Hemiptera: Cicadellidae). *Bruker Micro-CT Users Meeting 2014*.

Albertus Magnus, 1478. *De Animalibus Libri*. Edición de Venecia (1519). Disponible on line: <http://babel.hathitrust.org/cgi/pt?id=ucm.5323777796;view=1up;seq=4>

Andreu, J., 1909. Datos para la fauna de la provincia de Alicante. Neuropteros de los alrededores de Orihuela. *Actas y Memorias Primer Congreso Naturaleza España*: 159-162. Zaragoza, 1908.

Arnett, A. E. y Gotelli, N. J., 2001. Pit-building decisions of larval ant lions: effects of larval age, temperature, food, and population source. *Journal of Insect Behavior*, 14: 89-97.

Askew, R. T., 1971. *Parasitic Insects*. American Elsevier Publ. Company, New York, EE. UU.

Aspöck, U., 2002. Male genital sclerites of Neuropterida: an attempt at homologisation (Insecta: Holometabola). *Zoologischer Anzeiger*, 241: 161-171.

Aspöck, U. y Aspöck, H., 2003. Ordnung Neuroptera, (Planipennia), Netzflügler. En: Dathe, H. H. 2004 (Ed.), *Lehrbuch der Speziellen Zoologie, Band I: Wirbellose Tiere. 5 Teil: Insecta*. Spectrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Alemania. 961 pp.

Aspöck, U. y Aspöck, H., 2008. Phylogenetic relevance of the genital sclerites of Neuropterida (Insecta: Holometabola). *Systematic Entomology*, 33: 97-127.

Aspöck, H. y Aspöck, U., 2009. Wiederentdeckung des mysteriösen Genus *Pseudimares* Kimmins, 1933, und Beschreibung einer neuen Art aus Marokko, *Pseudimares aphrodite* n. sp. (Neuroptera, Myrmeleontidae). *Entomologische Nachrichten und Berichte*, 53: 41-46.

Aspöck, H., Aspöck, U. y Hölzel, H., 1980. *Die Neuropteren Europas*, 2 vols. Goecke y Evers. Krefeld, t. I, 495 pp, t. II, 355 pp.

Aspöck, H., Hölzel, H. y Aspöck, U., 2001 a. Kommentierter Katalog der Neuropterida (Insecta: Raphidioptera, Megaloptera, Neuroptera) der Westpaläarktis. *Denisia*, 2: 1-606.

Aspöck, U., Plant, J. D. y Nemeschkal, H. L., 2001 b. Cladistic analysis of Neuroptera and their systematic position within the Neuropterida (Insecta: Holometabola: Neuropterida: Neuroptera). *Systematic Entomology*, 26: 73-86.

Aspöck, U., Aspöck, H. y Haring, E., 2003. Phylogeny of the Neuropterida -- morphological evidence and the molecular advocatus diaboli. *Entomologische Abhandlungen, Staatliches Museum für Tierkunde in Dresden*, 61: 157-158.

Aspöck, U., Haring, E. y Aspöck, H., 2012. The phylogeny of the Neuropterida: long lasting and current controversies and challenges (Insecta: Endopterygota). *Arthropod Systematics & Phylogeny*, 70: 119-129.

Aspöck, U., Aspöck, H., Letardi, A. y De Jong, Y., 2015. Fauna Europaea: Neuropterida (Raphidioptera, Megaloptera, Neuroptera). *Biodiversity data journal*, (3). doi: 10.3897/BDJ.3.e4830

Auber, J., 1955 a. Les Myrmeleonidae de France. *L'Entomologiste*, 11: 48-58.

Auber, J., 1955 b. Liste des Névroptères planipennes du Sahara nord occidental. *Revue Française d'Entomologie*, 22: 53-58.

Auber, J., 1956 a. Les espèces françaises du genre *Neuroleon* (Névropt. Planipennes). *Vie et Milieu*, 7: 95-100.

Auber, J., 1956 b. Au sujet de la larve du *Myrmeleon hyalinus* Olivier. *L'Entomologiste*, 12: 69-71.

Auber, J., 1958. Névroptéroïdes. Faune terrestre et d'eau douce des Pyrénées Orientales. *Vie et Milieu*, 9, sup. 3: 1-42.

Badano, D., Acevedo, F. y Monserrat, V. J., 2014. The larvae of *Gepus invisus* Navás, 1912 and *Solter liber* Navás, 1912, a comparative description (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Zootaxa*, 3785 (1): 87-94.

- Badano, D., Aspöck, U., Aspöck, H. y Cerretti, P. F., 2016 a. Phylogeny of Myrmeleontiformia based on larval morphology (Neuroptera: Neuroptera). *Systematic Entomology*, 1-16. DOI: 10.1111/syen.12200
- Badano, D., Acevedo, F., Pantaleoni, R. A. y Monserrat, V. J., 2016 b. *Myrmeleon almohadarum* sp. nov., from North Africa and Spain, with description of the larva (Neuroptera Myrmeleontidae). *Zootaxa*, 4196 (2): 210–220.
- Badano, D. y Pantaleoni, R. A., 2014. The larvae of European Myrmeleontidae (Neuroptera). *Zootaxa*, 3762 (1): 1-71.
- Band, B. B., Kumar M., y Kamble, A. L., 2014. Predicting the potential geographic distribution of cotton mealybug *Phenacoccus solenopsis* in India based on MAXENT ecological niche model. *Journal of Environmental Biology*, 35: 973-982.
- Banks, N., 1899. A classification of the North American Myrmeleontidae. *Canadian Entomologist*, 31: 67-71.
- Banks, N., 1911. Notes on African myrmeleonidae. *Annals of the Entomological Society of America*, 4, 1: 1-29, 2 pl.
- Banks, N., 1927. Revision of the Nearctic Myrmeleontidae. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 68: 1-84.
- Barkae, E. D., Scharf, I., Subach, A. y Ovadia, O., 2010. The involvement of sand disturbance, cannibalism and intra-guild predation in competitive interactions among pit-building antlion larvae. *Zoology*, 113: 308-315.
- Barreda, J.M., 2013 a. Nuevos registros de Chrysopidae y Myrmeleontidae para la provincia de Sevilla (Andalucía, España) (Neuroptera, Planipennia). *Boletín de la Sociedad Aragonesa de Entomología*, 21: 77-81.
- Barreda, J. M., 2013 b. Primeros registros provinciales andaluces (España) de hormigas-león (Neuroptera, Planipennia, Myrmeleontidae). *Boletín de la Sociedad Andaluza de Entomología*, 22: 76-81.
- Barreda, J. M., Morell, J. L., Pérez-Hernando, C. y Carrero Nieto, A., 2015. Nuevos datos de hormigas-león del sur de la Península Ibérica (Neuroptera, Myrmeleontidae). *Boletín de la Sociedad Andaluza de Entomología*, 25 (2015): 18-22.
- Bergström, L. G. W., 2008. Chemical communication by behaviour-guiding olfactory signals. *Chemical Communications*, 34: 3959–3979. Doi: 10.1039/b712681
- Bergström, G., Wassgren, A. B., Högberg, H. E., Hedenström, E., Hefetz, A., Simon, D., Ohlsson, T. y Löfqvist, J., 1992. Species-specific, two-component, volatile signals in two sympatric ant-lion species: *Syncysis baetica* and *Acanthaclisis occitanica* (Neuroptera, Myrmeleontidae). *Journal of Chemical Ecology*, 18: 1177-1188.
- Berland, L., 1962. *Atlas des Névroptères de France, Belgique, Suisse. Mégaloptères, Raphidioptères, Névroptères Planipennes, Mécoptères, Trichoptères*. Éditions N. Boubée y Cie., Paris. 158 pp.
- Beutel, R. G. y Baum, E., 2008. A longstanding entomological problem finally solved? Head morphology of *Nannochorista* (Mecoptera, Insecta) and possible phylogenetic implications. *Journal of zoological Systematics and evolutionary Research*, 46 (4): 346-367.

- Beutel, R. G. y Friedrich, F., 2008. Comparative study of larval head structures of Megaloptera (Hexapoda). *European Journal of Entomology*, 105: 917–938.
- Beutel, R. G. y Ge, S.-Q., 2008. The larval head of *Raphidia* (Raphidioptera, Insecta) and its phylogenetic significance. *Zoology*, 111: 89-113.
- Beutel, R. G. y Pohl, H., 2006. Endopterygote systematics—where do we stand and what is the goal (Hexapoda, Arthropoda)? *Systematic Entomology*, 31 (2): 202-219.
- Beutel, R. G., Kristensen, N. P. y Pohl, H. 2009. Resolving insect phylogeny: The significance of cephalic structures of the *Nannomecoptera* in understanding endopterygote relationships. *Arthropod Structure & Development*, 38 (5): 427-460
- Beutel, R. G., Friedrich, F. y Aspöck, U., 2010 a. The larval head of Nevrothidae and the phylogeny of Neuroptera (Insecta). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 158: 533–562. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1096-3642.2009.00560.x>
- Beutel, R. G., Zimmermann, D., Krauss, M., Randolph, S. y Wipfler, B., 2010 b. Head morphology of *Osmylus fulvicephalus* (Osmylidae, Neuroptera) and its phylogenetic implications. *Organisms Diversity and Evolution*, 10: 311-329.
- Beutel, R. G., Friedrich, F., Hörnschemeyer, T., Pohl, H., Hünefeld, F., Beckmann, F., Meier, R., Misof, B., Whiting, M. F. y Vilhelmsen, L., 2011. Morphological and molecular evidence converge upon a robust phylogeny of the megadiverse Holometabola. *Cladistics*, 27: 341-355.
- Biró, L., 1897. Biologische Mittheilungen aus Neu-Guinea. I. Die Ameisenlöwen in Neu-Guinea. *Berliner Entomologische Zeitschrift*, 42: 129-134.
- Blanke, A., Koch, M., Wipfler, B., Wilde, F. y Misof, B. 2014. Head morphology of *Tricholepidion gertschi* indicates monophyletic Zygentoma. *Frontiers in zoology* 11 (1): 16. DOI: 10.1186/1742-9994-11-16.
- Boake, C., Andow, D. y Visscher, K., 1984. Spacing of ant-lions and their pits. *American Midland Naturalist*, 111: 192–194.
- Bolívar, I., 1878. Nota: insectos colectados por M. Cuní y Martorell en las cercanías de Barcelona. *Actas Sociedad Española Historia Natural*, 7: 61-64.
- Bolívar, I., 1890. Nota. *Actas Sociedad Española Historia Natural*, 19: 31.
- Bong-Heang, K., 1970 a. Life history of *Myrmeleon celebensis* McLachlan (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Indian Journal of Entomology*, 32: 230-245.
- Bong-Heang, K., 1970 b. The ecology of *Myrmeleon celebensis* McLachlan (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Malayan Natur Journal*, 24: 11-15.
- Bongers, J. y Koch, M., 1981. Trichterbau des Ameisenlöwen *Euroleon nostras* Fourcr. *Netherlands Journal of Zoology*, 31: 329-341, 713-728.
- Bongers, J. y Koch, M., 1984. Zur Ernährungsphysiologie des Ameisenlöwen *Euroleon nostras* Fourcr. Pp. 241–247. En: Gepp, J., Aspöck, H. & Hölzel, H. (Eds.), *Progress in World's Neuropterology. Proceedings of the 1st International Symposium on Neuropterology (22–26 September 1980, Graz, Austria)*, Privately printed, Graz, Austria. 265 pp.

- Bonnet, C., 1780. *Oeuvres d'histoire naturelle et de philosophie*. Vol. 2. Marc-Michel Rey, Amsterdam. [iv] + ii + 524 pp.
- Bosca Seytre, A., 1916. Fauna Valenciana, pp.48, en: Carreras y Candi, F., *Geografía general del Reino de Valencia*, Valencia, 2 vol., 1092 pp, 1002 pp.
- Botz, J. T., Loudon, C., Barger, J. B., Olafsen, J. S. y Steeples, D. W., 2003. Effects of slope and particle size on ant locomotion: implications for choice of substrate by antlions. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 76: 426-435.
- Boudier, H. P., 1834. Observations sur divers parasites. *Annales de la Société Entomologique de France*, (1), 3: 327-336.
- Brach, V., 1978. *Brachynemurus nebulosus* (Neuroptera: Myrmeleontidae): a possible Batesian mimic of Florida mutillid wasps (Hymenoptera: Mutillidae). *Entomological News, Philadelphia*, 89: 153-156.
- Brauer, F., 1854. Beiträge zur Kenntniss des inneren Baues und der Verwandlung der Neuropteren. *Verhandlungen des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien*, 4: 463- 472.
- Brauer, F., 1855. Beiträge zur Kenntniss der Verwandlung der Neuropteren. *Verhandlungen des Zoologische-Botanischen Vereins in Wien*, 5: 479-484, 777-786.
- Brauer, F., 1857. *Neuroptera austriaca. Die im Erzherzogthum Oesterreich bis jetzt aufgefundenen Neuropteren nach der analytischen Methode zusammengestellt, nebst einer kurzen Charakteristik aller europäischen Neuropteren-Gattungen*. C. Gerold's Sohn, Wien. xxiii + 80 pp.
- Brauer, F., 1876. Die Neuropteren Europas und insbesondere österreichs mit Rücksicht auf ihre geographische Verbreitung. *Festsch. Feier 25 Jähr. k.k. zool. bot. Ges. Wien*, 1, 38: 263-300.
- Brauer, F. y Löw, F., 1857. *Neuroptera austriaca. Die im Erzherzogthum Oesterreich bis jetzt aufgefundenen Neuropteren nach der analytischen Methode zusammengestellt, nebst einer kurzen Charakteristik aller europäischen Neuropteren-Gattungen*. Wien: Carl Gerold's Sohn. xxiii + xxiii, 1-80.
- Brooks, S. J. y Barnard, P. C. 1990. The green lacewings of the world: a generic review (Neuroptera: Chrysopidae). *Bulletin of the British Museum of Natural History, Entomology*, 59: 117-286.
- Brown, R. P. y Yang, Z., 2011. Rate variation and estimation of divergence times using strict and relaxed clocks. *BMC Evolutionary Biology*, 11 (2011): 271.
- Burguess, M. G., 2009. Sub-optimal pit construction in predatory antlion larvae (*Myrmeleon* sp.). *Journal of theoretical biology*, 260: 379-385.
- Cáceres, 1909. Neuropteros cogidos en Cartagena. *Actas Sociedad Española Historia Natural*, 29: 291.
- Cammaerts, R., 1967. Kommt *Palpares libelluloides* im Schwarzwald vor? (Planipennia, Myrmeleontidae). *Entomologische Zeitschrift, Frankfurt am Main*, 77: 184.
- Canard, M., Séméria, Y. y New, T. R. (eds.), 1984. *Biology of Chrysopidae*. W. Junk, The Hague. 294 pp

- Candan, S., Suludere, Z., Açıkgöz, F. y Hasbenli, A., 2005. Ultrastructure of the egg chorion of *Nemoptera sinuata* Olivier 1811 (Neuroptera: Nemopteridae) from Turkey. *Entomological News, Philadelphia*, 116:1-10.
- Cao, Y., DeWalt, R. E., Robinson, J. L., Tweddle, T., Hinz, L. y Pessino, M., 2013. Using MaxEnt to model the historic distributions of stonefly species in Illinois streams: The effects of regularization and threshold selections. *Ecological Modelling*, 259: 30-39.
- Capra, F., 1934. Su alcuni odonati e Mirmeleonidi di Sicilia. *Annali del Museo Civico di Storia Naturale di Genova*, LVII: 92-97.
- Capra, F., 1937. Raccolte entomologiche nell'Isola di Capraia fatte de C.Mancini e F.Capra (1927-1931). VI. Odonati e Neuroteri con note sulla memoria. *Bolletino Società Entomologica Italiana*, 69 (4): 50-58.
- Capra, F., 1976. Quanto si sa sugli Odonati e Neuroteri dell'Archipelago Toscano (Studi sulla Riserva Naturale dell'Isola di Montecristo, XIII). *Lavori della Soc.Italiana di Biogeografia N.S.*, V (1976): 540-560.
- Castresana, J., 2000. Selection of conserved blocks from multiple alignments for their use in phylogenetic analysis. *Molecular Biology and Evolution*, 17: 540-552.
- Cazal, P., 1948. Les glandes endocrines rétro-cérébrales des Insectes (étude morphologique). *Bulletin Biologique de la France et de la Belgique*, Supplement 32:1-227.
- Cervera, F., 1922. Algunos insectos recogidos por D. Fermin Cervera en la provincia de Tarragona, Castellón y Valencia. *Boletín Sociedad Entomológica Española*, 5: 147-148.
- Cesaroni, C., Nicoli Aldini, R. y Pantaleoni, R. A., 2010. The larvae of *Gymnocnemia variegata* (Schneider, 1845) and *Megistopus flavicornis* (Rossi, 1790) (Neuroptera: Myrmeleontidae): a comparative description. Pp. 135-144. En: Devetak, D., Lipovšek, S. y Arnett, A. E. (Eds.). *Proceedings of the 10th International Symposium on Neuropterology (22-25 June 2008, Piran, Slovenia)*. University of Maribor, Maribor, Slovenia. 307 pp.
- Colless, D. H., 1977. A note on apparent oviposition behavior in a bombyliid fly (Diptera). *Australian Entomological Magazine*, 3: 90-91.
- Coma, P., 1918. Neurópteros de Murcia. *Boletín Sociedad Entomológica Española*, 1, 7: 152.
- Compte, A., 1967. Resultados de una expedición Zoológica a las Islas Pitiusa. III Neurópteros y Odonatos. *Graellsia*, 23: 127-142.
- Compte, A., 1968. Síntesis de la fauna de Menorca, su naturaleza y un ensayo acerca de su origen. *Revista de Menorca*, 212 pp. Menorca.
- Constantin, M., 1961. *Neuroleon (Nelees) nemausiensis* Borkh (Neuroptera Myrmeleontidae) neu für Fauna Rumäniensis. *Fragmenta Balcanica*, 4, 7 (91): 1-56.
- Costa, A., 1855. *Fauna del Regno di Napoli. Ossia enumerazione di tutti gli animali che abitano le diverse regioni di questo regno e le acque che le bagnano e descrizione de' nuovi o poco esattamente conosciuti con figure ricavate da originali viventi e dipinte al naturale. Nevrotteri*. Stamperia di A.Cons. (diferente paginación según familias).

- Costa, M., Morla, C. y Sainz, H. (Eds), 1997. *Los bosques ibéricos: una interpretación geobotánica*. Ed. Planeta. 572 pp.
- Crawford, P. H. y Hoagland, B. W., 2010. Using species distribution models to guide conservation at the state level: the endangered American burying beetle (*Nicrophorus americanus*) in Oklahoma. *Journal of Insect Conservation*, 14 (5): 511-521.
- Cuní y Martorell, M., 1880. Excursión entomológica y botánica a San Miguel de Fay. *Anales Sociedad Española Historia Natural*, 9: 204-242.
- Cuní y Martorell, M., 1882. Resultado de una exploración entomológica y botánica por el término de La Garriga (Cataluña). *Anales Sociedad Española Historia Natural*, 11: 83-101.
- Cuní y Martorell, M., 1888. Insectos observados en los alrededores de Barcelona. *Anales Sociedad Española Historia Natural*, 17: 133-191.
- Cuní y Martorell, M., 1897. Fauna entomológica de la villa de Calella (Cataluña, Provincia de Barcelona). *Anales Sociedad Española Historia Natural*, 26: 281-339.
- Cuní y Martorell, M., 1899. Recorts d'una exploració entomológica en Arbucias. *L'art del Pagés*, 5-29.
- Cutler, B., 1993. Egg surface ultrastructure in *Mantispa interrupta* (Neuroptera: Mantispidae). *Entomological News, Philadelphia*, 104: 68-72.
- Cuyckens, G. A. E., Pereira, J. A., Trigo, T. C., Da Silva, M., Gonçalves, L., Huaranca, J. C., Bou Pérez, N., Cartes, J. L. y Eizirik, E., 2015. Refined assessment of the geographic distribution of Geoffroy's cat (*Leopardus geoffroyi*) (Mammalia: Felidae) in the Neotropics. *Journal of Zoology*, 298, (4): 285-292. doi:10.1111/jzo.12312.
- De Geer, C., 1778. *Memoires pour servir a l'histoire des insectes*. Vol. 7. P. Hesselberg, Stockholm. xii + 950 pp
- De Geer, C., 1783. *Genera et species insectorum e generossimi auctoria scriptis*. Lebrecht, Lipsiae. 220 pp
- Descamps, E., Sochacka, A., De Kegel, B., Van Loo, D., Van Hoorebeke, L. y Adriaens, D., 2014. Soft tissue discrimination with contrast agents using micro-CT scanning. *Belgian Journal of Zoology*, 144 (1): 20-40.
- Devetak, D., 1996. *Palpares libelluloides* (Linnaeus, 1764) in the northwestern part of the Balkan Peninsula (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Annales, Anali za Istrske in Mediteranske Studije, Series Historia Naturalis [=Annales, Annals for Istrian and Mediterranean Studies, Series Historia Naturalis]*, 9: 211-216.
- Devetak, D., 1997. Genus *Macronemurus* Costa, 1855 in the northwestern part of the Balkan Peninsula (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Annales, Anali za Istrske in Mediteranske Studije [=Annals for Istrian and Mediterranean Studies]*, *Series Historia Naturalis*, 11: 203-208.
- Devetak, D. y Klokočovník, V., 2016. The feeding biology of adult lacewings (Neuroptera): a review. *Trends in Entomology*. 12: 29-42.
- Devetak, D., Pabst, M. A. y Lipovsek Delakorda, S., 2004. Leg chordotonal organs and campaniform sensilla in *Chrysoperla* Steinmann 1964 (Neuroptera): structure and function. *Denisia*, 13: 163-171.

- Devetak, D., Špernjak, A. y Janžekovič, F., 2005. Substrate particle size affects pit building decision and pit size in the antlion larvae *Euroleon nostras* (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Physiological Entomology*, 30 (2): 158-163.
- Devetak, D., Mencinger-Vračko, B., Devetak, M., Marhl, M. y Špernjak, A., 2007. Sand as a medium for transmission of vibratory signals of prey in antlions *Euroleon nostras* (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Physiological Entomology*, 32 (3): 268-274.
- Devetak, D., Lipovšek, S. y Pabst, M.-A., 2010 a. Larval morphology of the antlion *Neuroleon microstenus* (McLachlan, 1898) (Neuroptera, Myrmeleontidae), with notes on larval biology. *Zootaxa*, 2428: 55–63.
- Devetak, D., Lipovšek, S. y Pabst, M.-A., 2010 b. Morphology and biology of the antlion *Myrmeleon yemenicus* Hölzel, 2002 (Neuroptera, Myrmeleontidae). *Zootaxa*, 2531: 48–56.
- Devetak, D., Novak, T. y Janžekovič, F., 2012. Effect of substrate density on behaviour of antlion larvae (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Acta Oecologica/Oecologia Applicata*, 43, 1–7. <http://dx.doi.org/10.1016/j.actao.2012.05.010>
- Devetak, D., Klokočovník, V., Lipovšek, S., Bock, E. y Leitinger G., 2013. Larval morphology of the antlion *Myrmecaelurus trigrammus* (Pallas, 1771) (Neuroptera, Myrmeleontidae), with notes on larval biology. *Zootaxa*, 3641, 491–500. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3641.4.14>
- Dewitz, H., 1882. Ueber die Führung an den Körperanhängen der Insecten, speciell betrachtet an der Legescheide der Acridier, dem Stachel der Meliponen und der Mundtheilen der Larve von Myrmeleon, nebst Beschreibung dieser Organe. *Berliner Entomologische Zeitschrift*, 26: 51–68.
- Díaz Aranda, L.M. y Monserrat, V.J., 1988 a. Contribución al conocimiento de los neurópteros de Jaén (Insecta, Neuropteroidea). *Boletín Asociación Española Entomología*, 12: 111-123.
- Díaz Aranda, L.M. y Monserrat, V.J., 1988 b. Contribución al conocimiento de los neurópteros de Teruel (Insecta, Neuropteroidea). *Boletín Asociación Española Entomología*, 12: 215-231.
- Díaz Aranda, L.M. y Monserrat, V.J., 1988 c. Contribución al conocimiento de los Neurópteros de Granada (Insecta, Neuropteroidea). *Actas III Congreso Ibérico Entomología*: 211-227, Granada.
- Díaz Aranda, L.M., Monserrat, V.J. y Marín, F., 1986 a. Composición biogeográfica de los neurópteros de Guadalajara (Insecta, Neuropteroidea: Planipennia). *Actas VIII Jornadas Asociación Española Entomología*: 1121-1130, Sevilla.
- Díaz Aranda, L.M., Monserrat, V.J. y Marín, F., 1986 b. Contribución al conocimiento de los neurópteros de Guadalajara (Insecta, Neuropteroidea). *Actas VIII Jornada Asociación Española Entomología*: 1131-1141, Sevilla.
- Díaz-Aranda, L. M. y Monserrat, V. J., 1995. Aphidophagous predator diagnosis: key to genera of European chrysopid larvae (Neur.: Chrysopidae). *Entomophaga*, 40: 169-181.
- Díaz-Aranda, L. M., Monserrat, V. J. y Tauber, C. A., 2001. Recognition of larval Neuroptera. Recognition of early stages of Chrysopidae. Pp. 60-81. En: McEwen, P. K., New, T. R. y Whittington, A. E. (eds.). *Lacewings in the crop environment*. Cambridge University Press, Cambridge. 546 pp

- Di Domenico, M., Martínez, A., Lana, P. y Worsaae, K., 2014 Molecular and morphological phylogeny of Saccocirridae (Annelida) reveals two cosmopolitan clades with specific habitat preferences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 75: 202–218.
DOI: 10.1016/j.ympev.2014.02.003.
- DiMiceli, C. M., Carroll, M. L., Sohlberg, R. A., Huang, C., Hansen, M. C. y Townshend, J. R. G., 2011. *Annual global automated MODIS vegetation continuous fields (MOD44B) at 250 m spatial resolution for data years beginning day 65, 2000–2010, collection 5 percent tree cover*. University of Maryland, College Park, MD.
- Dobruskina, I. A., Ponomarenko, A. G. y Rasnitsyn, A. P., 1997. Nakhodki iskopaemykh nasekomykh v Izraile [=Fossil insects from Israel]. *Палеонтологический журнал* [=Paleontologicheskii Zhurnal; =Paleontological Journal], 1997 (5): 91-95.
- Doflein, F., 1916. *Der Ameisenlöwe. Eine biologische, tierpsychologische und reflexbiologische Untersuchung*. G. Fischer Verlag, Jena. 138 pp.
- Doflein, F., 1921. *Mazedonien: erlebnisse und beobachtungen eines naturforschers imgefolge des deutschen heeres*. G. Fischer Verlag, Jena. 592 pp.
- Druce, G.C., 1923. An Account of the *Myrmekoleon* or ant-lion. *The Antiquaries Journal*, 3, 4: 347-364.
- DuBois, E. R., 1899. Notes sur l'habitat des pseudo-névroptères et névroptères de la Gironde. *Feuille des Jeunes Naturalistes*, 29: 50–53.
- Dufour, L., 1854. Excursion entomologique aux dunes de Biscarosse et d'Arcachon. *Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux*, 19: 283–317.
- Dunn, A. K. y Stabb, E. V., 2005. Culture-independent characterization of the microbiota of the antlion *Myrmeleon mobilis* (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Applied and Environmental Microbiology*, 71: 8784-8794.
- Dziedzielewicz, J., 1891. Przegląd fauny krajowej Owadów Siatkoskrzydłych (Neuroptera, Pseudoneuroptera). *Sprawozdanie Komisji fizyograficznej*, 26: 26-150.
- Eglin, W., 1939. Zur Biologie und Morphologie der Raphidien und Myrmeleoniden (Neuropteroidea) von Basel und Umgebung. *Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel*, 1: 163-220.
- Eglin, W., 1940. Die Neuropteren der Umgebung von Basel. *Revue Suisse de Zoologie*, 47: 243-358.
- Eglin, W., 1967. Die Mecopteren und Neuropteren des Kantons Tessin, Süd Schweiz. *Mitteilungen der Entomologischen Gesellschaft Basel*, 17: 41-58.
- Eglin, W., 1985. Zwei mediterrane Netzflügler neu für die Schweiz: *Myrmeleon* (*Morter*) *hyalinus* Olivier und *Semidalis pseudouncinata* Meinander (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 58: 323-324.
- Eisner, T. y Deyrup, M., 2006. Antlion larva, *Brachynemurus nebulosus* (Olivier). *American Entomologist*, 52: 23.

- Eisenbeis, G. y Wichard W., 1987. *Atlas on the Biology of Soil Arthropods*. Antlions (Myrmeleontidae), Springer Verlag, Berlin, München. 437 pp.
- El-Gabbas, A., El Din, S. B., Zalat, S. y Gilbert, F., 2016. Conserving Egypt's reptiles under climate change. *Journal of Arid Environments*, 127: 211-221.
- El-Hamoley, H., Zalat, S. y GadAllah, S. 2000., Cladistic analysis of the antlions (Family Myrmeleontidae) of Egypt. *Egyptian Journal of Biology*, 2: 85-96.
- Elimelech, E. y Pinshow, B., 2008. Variation in food availability influences prey-capture method in antlion larvae. *Ecological Entomology*, 33: 652-662.
- Elith, J., Graham, C. H., Anderson, R. P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R. J., Huettmann, F., Leathwick, J. R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L. G., Loiselle, B. A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., McC. Overton, J., Townsend Peterson, A., Phillips, S. J., Richardson, K., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R. E., Soberón, J., Williams, S., Wisz, M. S. y Zimmermann N. E., 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29: 129-151.
- Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y. E. y Yates, C. J., 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17: 43-57.
- Elofsson, R. y Löfqvist, J. 1974. The Eltringham organ and a new thoracic gland: ultrastructure and presumed pheromone function (Insecta, Myrmeleontidae). *Zoologica Scripta*, 3: 31-40.
- Eltringham, H., 1926. On the structure of an organ in the hind-wing of *Myrmeleon nostras*, Fourc. *Transactions of the [Royal] Entomological Society of London*, 74: 267-268.
- Engel, M. S. y Grimaldi, D. A., 2007. The neuropterid fauna of Dominican and Mexican amber (Neuropterida: Megaloptera, Neuroptera). *American Museum Novitates*, 3587: 1-58.
- Engler, R., Guisan, A. y Rechsteiner, L., 2004. An improved approach for predicting the distribution of rare and endangered species from occurrence and pseudo-absence data. *Journal of Applied Ecology*, 41: 263-274.
- English, K. M. I., 1955. Notes on the morphology and biology of *Scaptia vicina* Tayl. and a new species of *Scaptia* (Diptera, Tabanidae). *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales*, 79: 219-229.
- Erasmus, B. F. N., Kshatriya, M., Mansell, M. W., Chown, S. L. y Van Jaarsveld, A. S., 2000. A modelling approach to antlion (Neuroptera: Myrmeleontidae) distribution patterns. *African Entomology*, 8: 157-168.
- Esben-Petersen, P., 1918. Help-notes towards the determination and the classification on the Myrmeleontidae. *Entomologiske meddelelser*, 12: 1-31.
- Esben-Petersen, P., 1931. Insecta entomologica itineris Hispanici et Maroccani quod a.1926 ferunt Harald et Hakan Lindberg. VIII. Neuroptera. *Commentationes Biologicae Societas Scientiarum Fennicae*, 3 (13): 1-6.
- Esben-Petersen, P., 1936. Missioni scientifiche del Prof. Edoardo Zavattari nel Sahara italiano (1933-1934) Neuroptera. *Bollettino della Societa Entomologica Italiana*, 68, 5-6: 71-74.
- Evangelista, P. H., Kumar, S., Stohlgren, T. J. y Young, N. E., 2011. Assessing forest vulnerability and the potential distribution of pine beetles under current and future climate

- scenarios in the Interior West of the US Forest. *Ecology and Management*, 262, Issue (3): 307–316.
- Evans, H. E. y Matthews, R. W., 1973. Systematics and nesting behavior of Australian *Bembix* sandwasps. *Memoirs of the American Entomological Institute*, 20: 1-387.
- Evans, H. E., Evans, M. A. y Hook, A., 1982. Observations on the nests and prey of Australian *Bembix* sandwasps (Hymenoptera: Sphecidae). *Australian Journal of Zoology*, 30: 71-80.
- Fabricius, J. C., 1775. *Systema entomologiae, sistens insectorvm classes, ordines, genera, species, adiectis synonymis, locis, descriptionibvs, observationibvs*. Kortii, Flensbvirgi et Lipsiae. 832 pp
- Fabricius, J. C., 1777. *Genera insectorvm eorvmqve characteres natvrales secvndvm nvmervm, figvram, sitvm et proportionem omnivm partivm oris adiecta mantissa speciervm nvper detectarvm*. M. F. Bartsch, Chilonii. 310 pp
- Fabricius, J. C., 1778. *Philosophia entomologica sistens scientiae fyndamenta adiectis definitionibvs, exemplis, observationibvs, advmbrationibvs*. C. E. Bohn, Hambvrgi ei Kilonii. [xii] + 178 pp
- Fabricius, J. C., 1781. *Species insectorvm exhibentes eorvm differentias specificas, synonyma avctorvm, loca natalia, metamorphosin adiectis observationibvs, descriptionibvs*. Tome 1. C. E. Bohnii, Hamburgi et Kilonii. 552 pp
- Fabricius, J. C., 1793. *Entomologia systematica emendata et aucta secundum classes, ordines, genera, species adjectis synonymis, locis observationibus, descriptionibus*. Tome 2. C. G. Proft, Hafniae. 519 pp
- Fabricius, J. C., 1798. *Supplementum entomologiae systematicae*. Hafniae. 572 pp
- Farji-Brener, A.G., 2003. Microhabitat selection by antlion larvae (*Myrmeleon crudelis*): effect of soil particle size on pit-trap design and prey capture. *Journal of Insect Behavior* 10: 783–796.
- Farji-Brener, A.G., Carvajal, D., Gei, M. G., Olano, J. y Sanchez, J. D., 2008. Direct and indirect effects of soil structure on the density of an antlion larva in a tropical dry forest. *Ecological Entomology*, 33 (2): 183-188.
- Felsenstein, J., 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution*, 39 (4): 783-791.
- Ferrari, G.F., 1864. Kleiner Beitrag zur Käferfauna Venedigs und des Lido, mitgetheilt von einem süddeutschen Entomologen. *Wiener Entomologische Monatsschrift*, 8: 105–113.
- Fernández, J., 2003. Noticia de nuevos taxones para la ciencia en el ámbito íbero-balear y macaronésico. *Graellsia*, 59 (1): 101- 130.
- Fernández, R., Kvist, S., Lenihan, J., Giribet, G. y Ziegler, A., 2014. Sine systemate chaos? A versatile tool for earthworm taxonomy: non-destructive imaging of freshly fixed and museum specimens using micro-computed tomography. *PloS one*, 9 (5), e96617.
- Fiaboe, K. K. M., Peterson, A. T., Kairo, M. T. K., y Roda, A. L., 2012. Predicting the potential worldwide distribution of the red palm weevil *Rhynchophorus ferrugineus* (olivier)

(Coleoptera: Curculionidae) using ecological niche modeling. *The Florida Entomologist*, 95 (3): 659-673.

Fielding, A.H. y Bell, J.F., 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation*, 24: 38-49.

Friedrich, F., Pohl, H., Beckmann, F. y Beutel, R. G., 2013. The head of *Merope tuber* (Meropeidae) and the phylogeny of Mecoptera (Hexapoda). *Arthropod Structure & Development*, 42 (1): 69-88.

Friheden, J., 1973. Morphological characteristics of North-European myrmeleontid larvae (Neuroptera). *Entomologica Scandinavica*, 4: 30-34.

Fuller, L., Johns, P. M. y Ewers, R. M., 2013. Assessment of protected area coverage of threatened ground beetles (Coleoptera: Carabidae): a new analysis for New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology*, 37 (2): 184-192.

Furunishi, S. y Masaki, S., 1981. Photoperiodic response of the univoltine ant-lion *Myrmeleon formicarius* (Neuroptera, Myrmeleontidae). *Kontyû*, 49: 653-667.

Gatti, G. y Farji-Brener, A.G., 2002. Low density of antlion larvae (*Myrmeleon crudelis*) in ant-acacia clearings: high predation risk or inadequate substrate? *Biotropica*, 34: 458-462.

Gardiner, J.S., 1932. Demons of the Dust: a Study in Insect behavior, *Nature*, 129: 39-40.

Gaumont, J., 1965. L'appareil digestif de la larve d'un Planipenne associé aux éponges d'eau douce: *Sisyra fuscata*. *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)*, 1: 335-357

Gaumont, J., 1966. L'appareil respiratoire de la larve de *Sisyra fuscata* [Planipenne] et ses adaptations a la vie aquatique et aérienne. *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)*, 2: 449-455.

Gaumont, J., 1973. *L'appareil digestif des larves de Planipennes*. Thèse Doctorat ès Sciences, Paris. 152 pp

Gaumont, J., 1976. L'appareil digestif des larves de Planipennes. *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie et Biologie Animale*, 18, (12):145-250.

Geiler, H., 1965. Helio regulatorisches Verhalten der Larven von *Euroleon nostras* Fourcr. in den Trichterfallen. *Naturwissenschaften, Berlin*, 52: 542.

Gepp, J., 1990. An illustrated review of egg morphology in the families of Neuroptera (Insecta: Neuropteroidea). Pp. 131-149. En: Mansell, M. W. y Aspöck, H. (eds.). *Advances in Neuropterology. Proceedings of the Third International Symposium on Neuropterology (3-4 February 1988, Berg en Dal, Kruger National Park, South Africa)*. South African Department of Agricultural Development, Pretoria. 298 pp

Gepp, J., 2010. *Ameisenlöwen und Ameisenjungfern. Myrmeleontidae. Eine weltweite Betrachtung unter besonderer Berücksichtigung Mitteleuropas. 3., neubearbeitete Auflage*. Die Neue Brehm-Bücherei 589. Westarp Wissenschaften-Verlagsgesellschaft, Hohenwarsleben. 168 pp.

Gepp, J. y Hölzel, H., 1989. *Ameiselöwen und ameisenjungfern. Die Neue Brchm-Bücheri*. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt. 589: 1-108.

- Gerhardt, M.I., 1965. The ant-lion. Nature study and the interpretation of a biblical text, from the Physiologus to Albert the Great. *Vivarium*, 3: 1-23.
- Gil, C., 1915. Excursiones por Benabarre (Huesca). *Boletín Sociedad Aragonesa Ciencias Naturales*, XIV: 24-26.
- Girard, M., 1875. Myrméléontides du sud-ouest de la France. *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 5.
- Giribet, G., 2015. Morphology should not be forgotten in the era of genomics—a phylogenetic perspective. *Zoologischer Anzeiger*, 256: 96-103
- Godfray, H. C. J. 1994. *Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 473 pp. ISBN 0691033250.
- González López, A. E., 2002. Neurópteros nuevos para Aragón o sus provincias. *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa*, 30: 203.
- Gotelli, N. J., 1993. Antlion zones: causes of high-density predator aggregations. *Ecology*, 74: 226-237.
- Gotelli, N. J., 2001. *A Primer of Ecology*. 3rd editionn. Sinauer Associates, Inc, Sunderland, MA, U.S.A.
- Graefe, G., 1970. *Grocus inconspicuus* (Rambur, 1842) (Neuroptera, Myrmeleonidae) im Neusiedlerseegebiet. *Entomologisches Nachrichtenblatt, Wien*, 17: 60-61.
- Gravely, F. H. y Maulik, S., 1911. Notes on the development of some Indian Ascalaphidae and Myrmeleonidae. *Records of the Indian Museum, Calcutta* 6: 101-110.
- Greco M., Jones A., Spooner-Hart R. y Holford P., 2008. X-ray computerized microtomography (MicroCT): a new technique for assessing external and internal morphology of bees. *Journal of Apicultural Research and Bee World*, 47 (4): 286–291.
- Green, G. W., 1955. Temperature relations of ant-lion larvae (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Canadian Entomologist*, 87: 441-459.
- Greve, L., 1974. The larvae and pupa of *Helicoconis lutea* (Wallengren, 1871) (Neuroptera, Coniopterygidae). *Norsk Entomologisk Tidsskrift*, 21: 19-23.
- Griffiths, D., 1980 a. The feeding biology of ant-lion larvae: growth and survival in *Morter obscurus*. *Oikos*, 34: 364-370.
- Griffiths, D., 1980 b. The feeding biology of ant-lion larvae: prey capture, handling and utilization. *Journal of Animal Ecology*, 49: 99-125.
- Griffiths, D. 1991 a. Food availability and the use and storage of fat by ant-lion larvae. *Oikos*, 60: 162-172.
- Griffiths, D., 1991 b. Intraspecific competition in larvae of the ant-lion *Morter* sp. and interspecific interactions with *Macroleon quinquemaculatus*. *Ecological Entomology*, 16: 193-201.
- Griffiths, D., 1992. Interference competition in ant-lion (*Macroleon quinquemaculatus*) larvae. *Ecological Entomology*, 17: 219-226.

Grimaldi, D. A. y Engel, M. S. 2005. *Evolution of the insects*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. xv + 755 pp

Grinfeld, E. K., 1959. Питание взрослых фаз сетчатокрылых (Neuroptera) пыльцой цветов и вероятная роль их в происхождение энтомофилии у растений [=Feeding by adult Neuroptera on the pollen of flowers and their probable role in the origin of entomophilia in plants]. *Вестник Ленинградского университета* [=Vestnik Leningradskogo Universiteta], 14 (9): 48-55.

Guillette, L. M., Hollis, K. L., Markarian, A., 2009. Learning in a sedentary insect predator: antlions (Neuroptera: Myrmeleontidae) anticipate a long wait. *Behavioural Processes*, 80: 224-232.

Güsten, R., 1996. A review of epidermal glands in the order Neuroptera (Insecta). Pp.: 129-146. En: Canard, M., Aspöck, H. y Mansell, M. W. (eds.). *Pure and Applied Research in Neuropterology. Proceedings of the Fifth International Symposium on Neuropterology (2-6 May 1994, Cairo, Egypt)*. Privately printed, Toulouse, France. 341 pp

Güsten, R. 1998. The morphology of the metathoracic gland system in the Myrmeleontidae (Neuroptera): a preliminary overview. Pp.: 121-127. En: Panelius, S. P. (ed.). *Neuropterology 1997. Proceedings of the Sixth International Symposium on Neuropterology (13-16 July 1997, Helsinki, Finland)*. *Acta Zoologica Fennica*. Helsinki, Finland. 209:pp.

Güsten, R., 2002. Antlion assemblages (Neuroptera: Myrmeleontidae) of two arid habitats in Tunisia. Pp. 99-120. En: Sziráki, G. (ed.). *Neuropterology 2000. Proceedings of the Seventh International Symposium on Neuropterology (6-9 August 2000, Budapest, Hungary)*. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 48 (Suppl. 2). Budapest, Hungary. 431 pp

Hagen, H.A., 1858. Russlands Neuropteren. *Stettiner Entomologische Zeitung*, 19,1-3: 110-134.

Hagen, H. A., 1859. Ueber das Vorkommen von *Palingenia longicauda* und *Acanthaclisis occitanica* in Preussen. *Stettiner Entomologische Zeitung*, 20: 431-432.

Hagen, H.A., 1860 a. Neuroptera Neapolitana von A. Costa, nebst Synopsis der Ascalaphen Europas. *Stettiner Entomologische Zeitung*, 21: 38-56.

Hagen, H.A., 1860 b. Beitrag zur kenntniss der *Myrmeleon*-Arten. *Stettiner Entomologische Zeitung*, 21: 359-369.

Hagen, H.A., 1863. Die Odonaten und Neuropteren-Fauna Syriens und Klein-Asiens. *Wiener Entomologische Monatschrift*, 7: 193-199.

Hagen, H. A., 1866 a. Die Neuropteren Spaniens nach Ed. Pictet's Synopsis des Néuroptères d'Espagne. Genève 1865. 8. tab. 14 col. und Dr. Staudingers Mittheilungen. *Stettiner Entomologische Zeitung*, 27: 281-302.

Hagen, H. A., 1866 b. Hemerobidarum Synopsis Synonymica. *Stettiner Entomologische Zeitung*, 27: 369-462.

Hagen, H. A., 1873. Die Larven von *Myrmeleon*. *Stettiner Entomologische Zeitung*, 34: 249-295: 377-398.

- Handlirsch, A., 1906-1908. *Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen*. Ein Handbuch für Paläontologen und Zoologen. W. Engelmann, Leipzig. ix + 1430 pp.
- Handschin, E. y Markl, W., 1955. Neuropteren aus Angola. *Companhia de Diamantes de Angola, Publicações Culturais, Lisboa*, 27: 67-82, 11 fig.
- Haring, E. y Aspöck, U., 2004. Phylogeny of the Neuropterida: a first molecular approach. *Systematic Entomology*, 29: 415-430.
- Henry, C. S., 1972. Eggs and pupula [sic] of *Ululodes* and *Ascaloptynx* (Neuroptera: Ascalaphidae): a comparative study. *Psyche*, 79: 1-22.
- Henry, C. S., 1978 a. An evolutionary and geographical overview of pupula (abortive eggs) in the Ascalaphidae (Neuroptera). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 80: 75-86.
- Henry, C.S., 1978 b. An unusual ascalaphid larvae (Neuroptera: Ascalaphidae) from Southern Africa, with comments on larval evolution within the Myrmeleontoidea. *Psyche*, 85: 265-274.
- Henry, C. S., 1984. The sexual behavior of green lacewings. Pp. 101-110. En: Canard, M., Séméria, Y. y New, T. R. (eds.). *Biology of Chrysopidae*. Dr. W. Junk Publishers, The Hague. 294 pp.
- Herrán, P., 1913. Excursiones científicas por las orillas del Ebro. *Boletín Sociedad Aragonesa Ciencias Naturales*, 12: 109-111.
- Hinton, H. E., 1981. Megaloptera and Neuroptera. Pp. 642-643. En: *Biology of insect eggs*. Vol. 2 [of 3]. Pergamon Press, Oxford. xviii + 475-778 pp.
- Hoffman, K. M. y Brushwein, J. R., 1992. Descriptions of the larvae and pupae of some North American Mantispinae (Neuroptera: Mantispidae) and development of a system of larval chaetotaxy for Neuroptera. *Transactions of the American Entomological Society*, 118: 159-196.
- Hollis, K. L., Cogswell, H., Snyder, K., Guillette, L. M. y Nowbahari, E., 2011. Specialized learning in antlions (Neuroptera: Myrmeleontidae), pit-digging predators, shortens vulnerable larval stage. *PLoS ONE*, 6 (3):1-7 [e17958].
- Hölzel, H., 1969. Beitrag zur Systematik der Myrmeleoniden (Neuroptera-Planipennia, Myrmeleonidae). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*, 73: 275-320.
- Hölzel, H., 1970. Ergebnisse der zoologischen Forschungen von Dr. Z. Kaszab in der Mongolei. 222. Beitrag zur Kenntnis der Myrmeleoniden der Mongolei (Neuroptera: Planipennia). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 16: 115-136.
- Hölzel, H., 1972. Die Neuropteren Vorderasiens IV. Myrmeleonidae. *Beiträge zur Naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland, Beiheft*, 1: 3-103.
- Hölzel, H., 1974. Ein neuer trichterbauender Ameisenlöwe aus Südwesteuropa (Planipennia). *Nachrichtenblatt der Bayerischen Entomologen*, 23, 5: 81-85.
- Hölzel, H., 1976. Revision der europäischen *Creoleon* Arten (Planipennia, Myrmeleonidae). *Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen*, 28 (1-3): 33-38.

Hölzel, H., 1987 a. Revision der Distoleonini I. Die Genera *Macronemurus* Costa, *Geyria* Esben-Petersen und *Mesonemurus* Navás (Planipennia, Myrmeleontidae). *Entomofauna*, 8, 27: 369-410.

Hölzel, H., 1987 b. *Myrmeleon hyalinus* Olivier. Eine chorologisch-taxonomische Analyse (Neuropteroidea: Planipennia: Myrmeleontidae). *Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft Österreich Entomologen*, 38 (3/4): 78-88.

Hölzel, H. y Monserrat, V. J., 2002. *Tricholeon relictus* nov. sp.- ein neuer europäischer Ameisenlöwe (Neuroptera: Neuroptera: Myrmeleontidae). *Linzer Biologische Beiträge*, 34 (2): 1151-1154.

Huang, D.Y., Azar, D., Engel, M.S., Garrouste, R., Cai, C.Y. y Nel, A., 2016. The first araripeneurine antlion in Burmese amber (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Cretaceous Research*, 63: 1-6.

IGME: Portal del Instituto Geológico y Minero de España. Mapa litoestratigráfico de España, escala 1/200.000, IGME.

Insom, E. y Carfi, S., 1988. Taxonomic studies on Palparini (sensu Markl, 1954). I: The genus *Palpares* Rambur, 1842 partim (Neuroptera: Myrmeleontidae) with the proposal of its division and description of new genera. *Neuroptera International*, 5: 57-78.

Insom, E., Centina, P. del y Carfi, S., 1979. Alcuni neuroterri planipenni italiani (Osmilidae, Ascalaphidae, Myrmeleontidae). *Redia*, 62: 35-52.

Insom, E., Centina, P. del y Carfi, S., 1985. II Contributo alla conoscenza della fauna Neuropterologica italiana (Neuroptera: Raphidioptera, Planipennia). *Redia*, 65, 3: 105-121.

Jurberg, J., 1963. Contribuição para o estado da morfologia de *Myrmeleon januarius* (Navás, 1916) (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 61: 165-176.

Katoh, K., Misawa, K., Kuma, K.I. y Miyata, T., 2002. MAFFT: a novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform. *Nucleic Acids Research*, 30: 3059-3066.

Katoh, K., Asimenos, G. y Toh, H., 2010. Multiple Alignment of DNA Sequences with MAFFT, pp: 39-64. En: Posada, D. (Ed.) *Bioinformatics for DNA sequence analysis*. Humana Press, Totowa, New Jersey, USA.

Kempny, P., 1905. Beitrag zur Neuropterenfauna Roumâniens. *Buletinul Societății de științe din București*, 14: 665-674.

Kevan, D.K. Mce., 1992. Antlion ante Linné: *Myrpunkolewv* to *Myrmeleon* (Insecta: Neuroptera: Myrmeleontidae). Pp. 203-232. En: Canard, M., Aspöck, H. & Mansell, M.W. (Eds.), *Current Research in Neuropterology. Proceedings of the Fourth International Symposium on Neuropterology (24-27 June 1991, Bagnères-de-Luchon, Haute-Garonne, France)*. Privately printed, Toulouse, France. 414 pp.

Killington, F. J., 1936. *A monograph of the British Neuroptera*. Vol. 1 [of 2]. Ray Society, London. xix + 269 pp.

Kimmins, D. E., 1933. A new genus and species of the family Myrmeleontidae. *Annals and Magazine of Natural History*, 11 (10): 244-246.

- Kimmins, D.E., 1939. 5. Ephemeroptera and Neuroptera. *En: Ruwenzori Expedition, 1934-5*, 3: 107-115. British Museum (Natural History), London.
- Kimmins, D. E., 1940. The genus *Stilbopteryx* Newman (Neuroptera). *Annals and Magazine of Natural History*, 5 (11): 449-462.
- Kimmins, D.E., 1950. Results of the Armstrong College expedition to Siwa Oasis (Libyan Desert), 1935 under the Leadership of Prof. J.Omer Cooper. *Bulletin de la Société Fouad Ier d'entomologie*, 34: 151-157.
- Kolbe, H.J., 1884. Neuroptera aus Marocco gesammelt von Quendenfeldt. *Berliner entomologische Zeitschrift*, 28: 132-136.
- Klokočovník, V. y Devetak, D., 2014. Pit-builder vs non-pit-builder: advantage of trap building strategy in antlion larvae does not mean greater behaviour diversity. *Behaviour*, 151: 653-668
- Klokočovník, V., Devetak, D. y Orláček, M., 2012. Behavioral plasticity and variation in pit construction of antlion larvae in substrates with different particle sizes. *Ethology: International Journal of Behavioural Biology*, 118: 1-9.
- Koch, M., 1981. Zur Ernährungsbiologie des Ameisenlöwen *Eucoleon nostras* Fourcr. *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie*, 3:107-109.
- Korn, W., 1943. Die Muskulatur des Kopfes und des Thorax von *Myrmeleon europaeus* und ihre Metamorphose. *Zoologische Jahrbücher (Abteilung für Anatomie und Ontogenie)*, 68: 273-330.
- Krauss, W. C., 1884. On the nervous system of the head of the larva of *Corydalus cornutus* Linn. *Psyche*, 4:179-184.
- Krebs, J. R. y Davies, N. B., 1991. *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach (3rd Edition)*. Blackwell, Oxford, U.K. 482 pp.
- Krenn, H. W., Gereben-Krenn, B.-A., Steinwender, B. M. y Popov, A., 2008. Flower visiting Neuroptera: Mouthparts and feeding behaviour of *Nemoptera sinuata* (Nemopteridae). *European Journal of Entomology*, 105: 267-277.
- Krivokhatsky, V. A., 1990. A New Ant-Lion Species (Neuroptera, Myrmeleonidae) from Middle Asia. (ref. en ruso): 61-63.
- Krivokhatsky, V. A., 1992 a. New taxa of Asiatic ant-lions (Neuroptera, Myrmeleontidae). *Entomol Obozr*, 71, 2: 405-413.
- Krivokhatsky, V. A., 1992 b. A new ant-lion from Turkmenia, Middle Asia (insecta, Neuroptera: Myrmeleonidae). *Reichenbachia*, 29, 1: 77-80.
- Krivokhatsky, V. A., 1992 c. Revision of the Genus *Lopezus* Navás, 1913 (Neuroptera, Myrmeleonidae). *Entomological Review*, 70, 5: 90-102.
- Krivokhatsky, V. A., 1994. Ant-lions (Neuroptera, Myrmeleontidae) in Turkmenistan. *En: Fet, V. y Atamuradov, K. I. (Eds.), Biogeography and Ecology of Turkmenistan*. Kluwer Acad. Publ. Pp: 495-498.

- Krivokhatsky, V. A., 1995. New Taxa of Asiatic Ant Lions (Neuroptera, Myrmeleontidae). *Entomological Review*, 74, 5: 33-42.
- Krivokhatsky, V. A., 1996 a. Antlions of the subgenus *Ganussa* (Genus *Neuroleon*) from Middle Asia (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Zoosyst Rossica*, 4: 301-306.
- Krivokhatsky, V. A., 1996 b. Two new species of Palearctic antlions (Neuroptera, Myrmeleontidae). *Entomologicheskoe Obozrenie*, 75, 3: 643-648.
- Krivokhatsky, V. A., 2011. *Antlions (Neuroptera, Myrmeleontidae) of Russian*. Russian Academy of Sciences, Zoological Institute, St. Petersburg. 334 pp. (en ruso).
- Krivokhatsky, V. A. y Zakaharenko A. V., 1994. Ant-Lions of the genera *Euroleon* Esben-Petersen, 1918 and *Kirghizoleon* gen. n. (Neuroptera, Myrmeleontidae) of Palaearctic. (en ruso) 73, 3: 690-699.
- Kubrakiewicz, J., Jędrzejowska, I., Szymańska, R. y Biliński, S. M., 2005. Micropyle in neuropterid insects. Structure and late stages of morphogenesis. *Arthropod Structure & Development*, 34: 179-188.
- Krüger, L., 1915. Neuroptera. Eine historisch-systematische übersicht. I. Neuroptera L. bis Neuroptera Erichs. *Stettiner Entomologische Zeitung*, 76: 3-51.
- Lacroix, J.L., 1913. Contribution à l'étude des Névroptères de France. *Feuille des jeunes naturalistes*, 43: 98-103.
- Leech, R. y MacDonald Leech, B. J., 1989. *Dipalta serpentina* Osten Sacken (Diptera: Bombyliidae) as a predator on pupae of the antlion *Myrmeleon immaculatus* Degeer (Neuroptera: Myrmeleontidae) in California. *Canadian Entomologist*, 121: 727-728.
- LeFauchaux, M., 1959. Morphologie du système nerveux central de la larve d'*Euroleon nostras* Fourc. (Névroptères). *Bulletin de la Société Scientifique de Bretagne*, 34:45-53.
- LeFauchaux, M., 1971. Contribution à l'étude anatomique de la chaîne nerveuse ventral du Fourmilion *Euroleon nostras* Fourcroy (Névroptères). Cas plus particulier du dernier ganglion abdominal de la larve et de l'adulte. *Bulletin de la Société Scientifique de Bretagne*, 46: 71-94.
- Lehmann, A., Overton, J. M. y Leathwick, J. R., 2002. GRASP: generalized regression analysis and spatial prediction. *Ecological Modelling*, 157: 189-207.
- Letardi, A., 1998. *Myrmeleon bore* (Tjeder, 1941) new to Spain (Neuroptera Myrmeleontidae). *Frustula entomologia*, 20, 33: 150-151.
- Linnaeus, C., 1745. *Öländska och Gothländska Resa på Riksens Högloflige Ständers befallning förrättad åhr 1741. Med Anmärkningar uti Oeconomien, Natural-Historien, Antiquiteter & c. med åtskillige Figurer*. Stockholm och Upsala. Hos Gottfried Kiesewetter [1-13], 1-344 pp. [index 1-27], [errata 1-2].
- Linnaeus, C., 1758. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I. Editio decima, reformata*. Holmiæ, Impensis Direct. Laurentii Salvii, pp. [1-4], 1-824.
- Lipovšek Delakorda, S., Pabst M.-A. y Devetak, D., 2009. Morphology of the eyes and *sensilla* in the antlion larvae (Neuroptera: Myrmeleontidae). *En: Pabst, M.-A. y Zellnig, G. (Eds.),*

- MC2009, *Microscopy Conference, Graz, Austria, Vol. 2. Life Sciences*. Verlag der Technischen Universität Graz. Pp. 401–402.
- Linsley, E. G., 1960. Ethology of some bee and wasp-killing robber-flies of southeastern Arizona and western New Mexico. *University of California Publications in Entomology*, 16: 357-392.
- Lobo, J.M., Jiménez-Valverde, A. y Real, R., 2008. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography*, 17: 145–151.
- Lomascolo, S. y Farji-Brener, A. G., 2001. Adaptive short-term changes in pit design by antlion larvae (*Myrmeleon* sp.) in response to different prey conditions. *Ethology Ecology & Evolution*, 13 (4): 393-397.
- Löfqvist, J. y Bergström, G., 1980. Nerol-derived volatile signals as a biochemical basis for reproductive isolation between sympatric populations of three species of ant-lions (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Insect Biochemistry*, 10: 1-10.
- Lozier, J. D., Aniello, P. y Hickerson, M. J., 2009. Predicting the distribution of Sasquatch in western North America: anything goes with ecological niche modelling. *Journal of Biogeography*, 36 (9): 1623-1627.
- Lozinski, P., 1908. Beitrag zur Anatomie und Histologie der Mundwerkzeuge der Myrmeleonidenlarven. *Zoologischer Anzeiger*, 33: 473-484.
- Lozinski, P., 1910. Zur Histologie der borstenartigen Bildungen am Hinterleibe der Myrmeleonidenlarven. *Zoologischer Anzeiger*, 35: 526-530.
- Lozinski, P., 1911. Über die Malphigischen Gefässe der Myrmeleonidenlarven als Spinndrüsen. *Zoologischer Anzeiger*, 38: 401-417.
- Lucas, W.J., 1905. Neuroptera collected by Dr.T.A. Chapman in France and Spain 1904. *The Entomologist*, 38: 296-298.
- Lucas, W.J., 1906 a. On the emergence of *Myrmeleon fornicarius* from the pupa. *Transactions Entomological Society London*: 53-57.
- Lucas, W.J., 1906 b. Neuroptera and Trichoptera taken by Dr.T.A.Chapman in Spain, 1906. *The Entomologist*, 39: 2 76-277.
- Lucas, W.J., 1922. Notes. *The Entomologist*, 55: 263.
- Lucas, J. R., 1982. The biophysics of pit construction by antlion larvae (*Myrmeleon*, Neuroptera). *Animal Behaviour*, 30 (3): 651-664.
- Lucas, J. R., 1985. Metabolic rates and pit-construction costs of two antlion species. *Journal of Animal Ecology*, 54: 295-309.
- Lucas, J. R., 1989. Differences in habitat use between two pit-building antlion species: causes and consequences. *American Midland Naturalist*, 121: 84 98.
- Lucas, J. R. y Brockmann, H. J., 1981. Predatory interactions between ants and antlions (Hymenoptera: Formicidae and Neuroptera: Myrmeleontidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 54: 228-232.

- Lupпова, E.P. [Луппова, Е.П.] (1969) К морфологии и биологии личинки муравьиного льва *Acanthaclisis pallida* McLachlan (Neuroptera, Myrmeleonidae). Докл. АН Тадж. ССР. Т., 12: 68–71.
- MacFarland, N., 1968. Cover picture and note on *Stilbopteryx linearis* Navás. *Friends of the South Australian Museum, Newsletter*, 7: 1-2.
- MacLeod, E.G., 1964. *A comparative morphological study of the head capsule and cervix of larval Neuroptera (Insecta)*. Ph.D. dissertation. Harvard University, Cambridge, USA, 528 pp.
- Maddison, W.P. y Maddison, D.R., 2007. Mesquite: a modular system for evolutionary biology. Version 2.0 <http://mesquiteproject.org>.
- Mândru, C., 1961. Revizuirea sistematică a familiei Myrmeleonidae din R.P.R. *An. Stiint. Universitatea Alexandru Ioan Cuza Jasi, S.N.*, 2 (7): 329-336.
- Mansell, M. W., 1985. The ant-lions of southern Africa (Neuroptera: Myrmeleontidae). Introduction and genus *Bankisus* Navás. *Journal of the Entomological Society of Southern Africa*, 48: 189-212.
- Mansell, M. W., 1987. The ant-lions of southern Africa (Neuroptera: Myrmeleontidae): genus *Cymothales* Gerstaecker, including extralimital species. *Systematic Entomology*, 12: 181-219.
- Mansell, M.W., 1988. The Myrmeleontidae (Neuroptera) of southern Africa: Genus. *Tricholeon* Esben-Petersen. *Neuroptera International*, 5: 45–55.
- Mansell, M. W., 1990. The Myrmeleontidae of southern Africa: tribe Palparini. Introduction and description of *Pamares* gen. nov., with four new species (Insecta: Neuroptera). *Journal of the Entomological Society of Southern Africa*, 53: 165-189.
- Mansell, M. W., 1992 a. Nomenclatural note: Myrmeleontidae vs Myrmeleonidae. Pp: 253-254. En: Canard, M., Aspöck, H. & Mansell, M.W. (Eds.), *Current Research in Neuropterology. Proceedings of the Fourth International Symposium on Neuropterology (24–27 June 1991, Bagnères-de-Luchon, Haute-Garonne, France)*. Privately printed, Toulouse, France. 414 pp.
- Mansell, M.W., 1992 b. Key characters in the phylogeny and classification of Palparini (Insecta: Neuroptera: Myrmeleontidae). Pp: 243–254. En: Canard, M., Aspöck, H. & Mansell, M.W. (Eds.), *Current Research in Neuropterology. Proceedings of the Fourth International Symposium on Neuropterology (24–27 June 1991, Bagnères-de-Luchon, Haute-Garonne, France)*. Privately printed, Toulouse, France. 414 pp.
- Mansell, M.W., 1992 c. The systematic position of the Nemopteridae (Insecta: Neuroptera: Myrmeleontoidea). Pp. 233–241. En: Canard, M., Aspöck, H. & Mansell, M.W. (Eds.), *Current Research in Neuropterology. Proceedings of the Fourth International Symposium on Neuropterology (24–27 June 1991, Bagnères-de-Luchon, Haute-Garonne, France)*. Privately printed, Toulouse, France. 414 pp.
- Mansell, M.W., 1996 a. Predation strategies and evolution in antlions (Insecta: Neuroptera: Myrmeleontidae). Pp: 161-169. En: Canard, M., Aspöck, H. & Mansell, M.W. (Eds.), *Pure and Applied research in Neuropterology. Proceedings Fifth International Symposium Neuropterology (2-6 May 1994, Cairo, Egypt)*. Privately printed, Toulouse, France. 341 pp.

- Mansell, M.W., 1996 b. Unique morphological and biological attributes: the keys to success in Nemopteridae (Insecta: Neuroptera). Pp: 171–180. *En*: Canard, M., Aspöck, H. & Mansell, M.W. (Eds.), *Pure and Applied research in Neuropterology. Proceedings Fifth International Symposium Neuropterology (2-6 May 1994, Cairo, Egypt)*. Privately printed, Toulouse, France. 341 pp.
- Mansell, M. W., 1999. Evolution and success of antlions (Neuropterida: Neuroptera: Myrmeleontidae). *Stapfia*, 60: 49-58.
- Mansell, M.W., 2000. Neuroptera (Insecta). *En*: Kirk-Spriggs, A.H. & Marais, M. (Eds.), *Dâures-biodiversity of the Brandenberg Massif, Namibia*. Cimbebasia Memoir, 9: 163–176.
- Mansell, M.W., 2004. Antlions of southern Africa: *Annulares* nov. gen. (Neuroptera, Myrmeleontidae, Palparini) including two new species, with comments on the tribe Palparini. *Denisia*, 13: 201–208.
- Mansell, M.W., 2013. First record of the genus *Solter* Navás from southern Africa, with description of a new species (Neuroptera: Myrmeleontidae: Myrmecaelurini). *Zootaxa*, 3731 (3): 381–385. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3731.3.7>
- Mansell, M. W. y Erasmus, B. F. N., 2002. Southern African biomes and the evolution of Palparini (Insecta: Neuroptera: Myrmeleontidae). Pp: 175-184. *En*: Sziráki, G. (ed.). *Neuropterology 2000. Proceedings of the Seventh International Symposium on Neuropterology (6-9 August 2000, Budapest, Hungary)*. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 48 (Suppl. 2) Budapest, Hungary. 431 pp.
- Marcet, A.F., 1906. Una excursión a orillas del Ebro. *Boletín Sociedad Aragonesa Ciencias Naturales*, 5, 2 (1/2): 137-141.
- Marchán, D. F., Refoyo, P., Novo, M., Fernández, R., Trigo, D. y Díaz Cosín, D. J., 2015. Predicting soil micro-variables and the distribution of an endogeic earthworm species through a model based on large-scale variables. *Soil Biology & Biochemistry*, 81: 124-127.
- Marín, F., 1994. Las comunidades de neurópteros de la provincia de Albacete (Insecta: Neuropteroidea). *Al-Basit, Estudios albacetenses*, 34: 247-304.
- Marín, F. y Monserrat V.J., 1987. Los neurópteros del encinar ibérico (Insecta, Neuropteroidea). *Boletín de sanidad vegetal. Plagas*, 13: 347-359.
- Marín, F. y Monserrat, V.J., 1989. Contribución al conocimiento de los neurópteros de Cantabria (Insecta, Neuropteroidea). *Boletín Asociación Española Entomología*, 13: 287-298.
- Marín, F. y Monserrat, V.J., 1990. Contribución al conocimiento de los Neurópteros de Soria (Insecta, Neuropteroidea). *Boletín Asociación Española Entomología*, 14: 219-230.
- Marín, F. y Monserrat, V.J., 1991. Contribución al conocimiento de los neurópteros de Albacete (Insecta, Planipennia). *Jornadas sobre el Medio Natural Albacetense 1990*: 179-184, Albacete.
- Marín, F. y Monserrat, V.J., 1995 a. Contribución al conocimiento de los neurópteros de Valencia (Insecta, Neuroptera). *Boletín Asociación Española Entomología*, 19, 3-4: 35-49.
- Marín, F. y Monserrat, V.J., 1995 b. Contribución al conocimiento de los neurópteros de Zaragoza (Insecta, Neuropteroidea). *Zapateri Revista aragonesa entomología*, 5: 109-126.

- Markl, W., 1954. Vergleichend-morphologische Studien zur Systematik und Klassifikation der Myrmeleoniden (Insecta, Neuroptera). *Verhandlungen der Naturforschende Gesellschaft in Basel*, 65: 178–263.
- Marsh, A. C., 1987. Thermal responses and temperature tolerance of a desert antlion larva. *Journal of Thermal Biology*, 12: 295–300.
- Marske, K. A., Leschen, R. A. B., Barker, G. M. y Buckley T. R., 2009. Phylogeography and ecological niche modeling implicate coastal refugia and trans-alpine dispersal of a New Zealand fungus beetle. *Molecular Ecology*, 18: 5126–5142.
- Marske, K. A., Leschen, R. A. y Buckley, T. R., 2011. Reconciling phylogeography and ecological niche models for New Zealand beetles: looking beyond glacial refugia. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 59 (1): 89–102.
- Marske, K. A., Leschen, R. A., y Buckley, T. R., 2012. Concerted versus independent evolution and the search for multiple refugia: comparative phylogeography of four forest beetles. *Evolution*, 66 (6): 1862–1877.
- Marques y Ormières, 1978. *Actinocephalus acanthaclisis* n. sp., Eugregarine parasite of the *Acanthaclisis* larva. *Zeitschrift für Parasitenkunde* 56: 159–166.
- Martínez, A., Di Domenico, M., Rouse, G. y Worsaae, K., 2014. Phylogeny of Protodrilidae infer by total evidence analyses. *Cladistics*, 31 (3): 250–276. <http://dx.doi.org/10.1111/cla.12089>
- Martins-Neto, R. G., 2000. Remarks on the neuropterofauna (Insecta, Neuroptera) from the Brazilian Cretaceous, with keys for the identification of the known taxa. *Acta Geológica Hispanica*, 35: 97–118.
- Matsura, T., 1987. Nomenclature of the Japanese pit-building antlions (Neuroptera, Myrmeleontidae). *Kontyû*, 55: 543–548.
- Matsura, T., Ohno, H. y Sakamoto, M., 1998. Rate of parasitism of the antlion larvae, Myrmeleon bore (Neuroptera: Myrmeleontidae) by the bee fly, *Villa myrmeleonostena* (Diptera: Bombyliidae). *Entomological Science*, 1: 321–325.
- Mazzini, M., 1976. Fine structure of the insect micropyle - III. Ultrastructure of the egg of *Chrysopa carnea* Steph. (Neuroptera: Chrysopidae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 5: 273–278.
- McEwen, P. K., New, T. R. y Whittington, A. E. (eds.), 2001. *Lacewings in the crop environment*. Cambridge University Press, Cambridge. xviii + 546 pp
- McClure, M. S., 1976. Spatial distribution of pit-making ant lion larvae (Neuroptera: Myrmeleontidae): density effects. *Biotropica*, 8: 179–183.
- McLachlan, R., 1873. Notes sur les Myrmeleontides décrits par le Docteur Rambur. *Annales de la Société entomologique belge*, 16: 127–141.
- McLachlan, R., 1875. A sketch of our present knowledge of the neuropterous fauna of Japan (excluding Odonata and Trichoptera). *Transactions of the Entomological Society of London*, 1875: 167–190.

- McLachlan, R., 1882. The Neuroptera of Madeira and the Canary Islands. *Journal of the Linnean Society of London (Zool.)*, 16: 149-183.
- McLachlan, R., 1884. *Acanthaclisis occitanica* and *baetica*, a differential essay. *Entomologist's Monthly Magazine*, 20: 181-184.
- McLachlan, R., 1889. Neuroptera collected by Mr. J.J. Walker, R.N. on both sides of the Straits of Gibraltar. *Entomologist's Monthly Magazine*, 25: 344-349.
- McLachlan, R. 1898. Neuroptera-Planipennia collected in Algeria by the Rev. A. E. Eaton. *Transactions of the Entomological Society of London*, 1898: 151-168.
- McLachlan, R., 1902 a. Trichoptera, Planipennia and Odonata collected by Lord Walsingham in the vicinit of Granada (Spain) in 1901. *Entomologist's Monthly Magazine*, 13: 33-34.
- McLachlan, R., 1902 b. An annotated list of Neuroptera-Planipennia collected in central Spain by Dr.T.A.Chapman and Mr.G.C.Champion in July and August 1901. *Entomologist's Monthly Magazine*, 13: 129-131.
- McLachlan, R., 1903. An annotated list of Neuroptera Planipennia collected in Central Spain by Dr.T.A.Chapman and Mr.G.C.Champion in June and July 1902. *Entomologist's Monthly Magazine*, 14: 224-225.
- Meinert, F., 1889. Contribution à l'anatomie de Fourmilions. *Oversigt over det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Forhandlinger 1889*, 43-66.
- Michel, B., 2013. A new species of *Gymnocnemia* Schneider, 1845 from Morocco with additional diagnostic data for the genus. *Zootaxa*, 3710, 93-98.
<http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3710.1.7>
- Michel, B., 2014. A revision of the genus *Solter* Navás, 1912 for Maghreb and West Africa with descriptions of five new species (Neuroptera, Myrmeleontidae). *Zootaxa*, 3887: 529-554.
<http://dx.doi: 10.11646/Zootaxa.3887.5.2>.
- Michel, B. y Akoudjin, M., 2011. Reinstatement of the genus *Capicua* Navás with descriptions of two new species (Neuroptera, Myrmeleontidae). *Zootaxa*, 3032: 40-46.
- Michel, B. y Akoudjin, M., 2012. Review of *Neuroleon* Navás of West Africa with descriptions of four new species (Neuroptera, Myrmeleontidae). *Zootaxa*, 3519: 32-52.
- Michel, B. y Cadet, P., 2009. Seasonality in adult flight activity of two Neuroptera assemblages of southern Mali. *African Journal of Ecology*, 47: 670-679.
- Michel, B. y Letourmy, P., 2007. Characterisation of a West African Myrmeleontinae assemblage (Neuroptera Myrmeleontidae): first evidence of a relationship between adult occurrences and climatic conditions. *Tropical Zoology*, 20: 197-209.
- Michel, B. y Mansell, M. W., 2010. Revision of the genus *Ganguilus* Navás (Neuroptera, Myrmeleontidae) with descriptions of three new species. *Zootaxa*, 2389: 1-24.
- Miller, R. B., 1990. Reproductive characteristics of some western hemisphere ant-lions (Insecta: Neuroptera: Myrmeleontidae). Pp. 171-179. *En: Mansell, M. W.; Aspöck, H. (eds.). Advances in Neuropterology. Proceedings of the Third International Symposium on Neuropterology (3-4 February 1988, Berg en Dal, Kruger National Park, South Africa)*. South African Department of Agricultural Development, Pretoria. 298 pp.

Miller, R. B. y Stange, L. A., 1989. Revision of the genus *Dimarella* Banks (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Insecta Mundi*, 3: 11-40.

Miller, R. B. y Stange, L. A., 2016. A revision of the genus *Eremoleon* Banks (Neuroptera: Myrmeleontidae: Nemoleontini). *Insecta Mundi*, 0495: 1-111.

Minter, L. R., 1992. The egg and larval stages of *Nallachius krooni* Minter (Insecta: Neuroptera: Dilaridae). Pp. 261-269. En: Canard, M.; Aspöck, H.; Mansell, M. W. (eds.). *Current Research in Neuropterology. Proceedings of the Fourth International Symposium on Neuropterology (24-27 June 1991, Bagnères-de-Luchon, Haute-Garonne, France)*. Privately printed, Toulouse, France. 414 pp.

Mirmoayedi, A., Kahrizi, D., Pani, S. y Yari, K., 2012. Molecular genetic diversity within Myrmeleontidae family. *Molecular Biology Reports*, 40 (1): 639-643.

Misof, B., Liu, S.-l., Meusemann, K., Peters, R. S., Donath, A., Mayer, C., Frandsen, P. B., Ware, J., Flouri, T., Beutel, R. G., Niehuis, O., Petersen, M., Izquierdo-Carrasco, F., Wappler, T., Rust, J., Aberer, A. J., Aspöck, U., Aspöck, H., Bartel, D., Blanke, A., Berger, S., Böhm, A., Buckley, T. R., Calcott, B., Chen, J.-q., Friedrich, F., Fukui, M., Fujita, M., Greve, C., Grobe, P., Gu, S.-c., Huang, Y., Jermini, L. S., Kawahara, A. Y., Krogmann, L., Kubiak, M., Lanfear, R., Letsch, H., Li, Y.-y., Li, Z.-y., Li, J.-g., Lu, H.-r., Machida, R., Mashimo, Y., Kapli, P., McKenna, D. D., Meng, G.-l., Nakagaki, Y., Navarrete-Heredia, J. L., Ott, M., Ou, Y.-x., Pass, G., Podsiadlowski, L., Pohl, H., von Reumont, B. M., Schütte, K., Sekiya, K., Shimizu, S., Slipinski, A., Stamatakis, A., Song, W.-h., Su, X., Szucsich, N. U., Tan, M.-h., Tan, X.-m., Tang, M., Tang, J.-b., Timelthaler, G., Tomizuka, S., Trautwein, M., Tong, X.-l., Uchifune, T., Walz, M. G., Wiegmann, B. M., Wilbrandt, J., Wipfler, B., Wong, T. K. F., Wu, Q., Wu, G.-x., Xie, Y.-l., Yang, S.-z., Yang, Q., Yeates, D. K., Yoshizawa, K., Zhang, Q., Zhang, R., Zhang, W.-w., Zhang, Y.-h., Zhao, J., Zhou, C.-r., Zhou, L.-l., Ziesmann, T., Zou, S.-j., Li, Y.-r., Xu, X., Zhang, Y., Yang, H.-m., Wang, J., Wang, J., Kjer, K. M. y Zhou, X., 2014. Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. *Science*, 346: 763-767.

Montserrat, V. J., 1977. Los Neurópteros del Guadarrama. *Trabajos Cátedra Artrópodos Facultad Biología Universidad Complutense Madrid*, 19: 1-202.

Montserrat, V. J., 1978 a. Primera contribución al conocimiento de los Neurópteros de Cádiz (Insecta, Neuroptera, Planipennia). *Boletín Real Sociedad Española Historia Natural. (Biol.)*, 76: 57-70.

Montserrat, V. J., 1978 b. Contribución al conocimiento de los Neurópteros de Orense (Neu. Planipennia). *Boletín Asociación Española Entomología*, 2: 169-184.

Montserrat, V. J., 1979 a. Sobre los Neurópteros Ibéricos (II) (Neuroptera, Planipennia). *Boletín Asociación Española Entomología*, 3: 17-21.

Montserrat, V. J., 1979 b. Segunda contribución al conocimiento de los neurópteros de Cádiz (Insecta, Planipennia). *Boletín Real Sociedad Española Historia Natural (Biol.)*, 77: 409-417.

Montserrat, V.J., 1980 a. Sobre los Neurópteros Ibéricos (I). (Neuroptera, Planipennia). *Graellsia*, 34 (1978): 171-176.

Montserrat, V.J., 1980 b. Contribución al conocimiento de los Neurópteros de Toledo. *Graellsia*, 34: 177-193.

- Monserat, V.J., 1981. Sobre los Neurópteros Ibéricos (III) (Neuroptera, Planipennia). *Boletín Asociación Española Entomología*, 4: 151-156.
- Monserat, V.J., 1982. Contribución al conocimiento de los Neurópteros de Cáceres (Neur., Planipennia). *Graellsia*, 38: 67-84.
- Monserat V.J., 1983. *Pterocroce capillaris* (Klug, 1836) en Europa (Neur., Plan., Nemopteridae). *Neuroptera International*, 2,3: 109-128.
- Monserat, V.J., 1984 a. Contribución al conocimiento de los neurópteros de Salamanca (Neur., Planipennia). *Eos*, 59: 165-177.
- Monserat, V.J., 1984 b. Contribución al conocimiento de los neurópteros de Alicante (Neur., Planipennia). *Mediterranea, Ser.Biol.*, 7: 91-116.
- Monserat, V.J., 1984 c. Contribución al conocimiento de los neurópteros de Zamora (Neur., Planipennia). *Miscellanea Zoologica*, 8: 153-163.
- Monserat, V.J., 1984 d. Contribución al conocimiento de los neurópteros de Huesca (Neur., Planipennia). *Pirineos*, 121: 29-50.
- Monserat, V.J., 1985 a. Nuevos datos sobre los Myrmeleontoidea ibéricos. (Neur., Plan., Myrmeleonidae, Ascalaphidae, Nemopteridae). *Actas II Congreso Ibérico Entomología II*: 475-489. Lisboa.
- Monserat, V.J., 1985 b. Contribución al conocimiento de los neurópteros de Lugo (Neur., Planipennia). *Trabajos Compostelanos de Biología*, 12: 87-98.
- Monserat, V.J., 1985 c. Contribución al conocimiento de los Neurópteros (Neuroptera: Planipennia) de Murcia. *Anales Biología (Biología Animal)*, 1: 81-94.
- Monserat, V. J., 1986. Sobre los Neurópteros ibéricos (IV) (Neur.). *Boletín Asociación Española Entomología*, 10: 95-105.
- Monserat, V.J., 1987. Contribución al conocimiento de los Neurópteros de Almería (Neur., Planipennia). *Graellsia*, 42: 131-147.
- Monserat, V.J., 1996. Lista de los neurópteros de Aragón (Megaloptera, Raphidioptera, Planipennia). *Catalogus entomofauna Aragonesa*, 11: 11-17.
- Monserat, V.J., 2005. Catálogo de los Neurópteros de Baleares con nuevos datos sobre su fauna (Insecta, Neuroptera). *Bolletín Sociedad Historia Natural Balears*, 48: 71-85.
- Monserat, V.J., 2010. Nuevas o interesantes citas de neurópteros en la Península Ibérica (Insecta: neuroptera). *Heteropterus Revista Entomológica*, 10 (1): 19-34.
- Monserat, V.J., 2011. Sobre algunas especies de neurópteros de la Península Ibérica y de las Islas Canarias de posición taxonómica problemática o con citas dudosas o cuestionables (Insecta, Neuroptera: Megaloptera, Planipennia). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 49: 153-178.
- Monserat, V. J., 2015. Estrategias de defensa visual en los Neuropterida Ibéricos (Megaloptera, Raphidioptera, Neuroptera). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 57: 459-480.

- Montserrat, V. J. y Acevedo, F., 2011. Nuevos datos sobre las hormigas león de la Península Ibérica (Insecta: Neuroptera: Myrmeleontidae). *Heteropterus Revista de Entomología*, 11 (1): 123-136.
- Montserrat, V. J. y Acevedo, F., 2013. Los mirmeleónidos (hormigas-león) de la Península Ibérica e Islas Baleares (Insecta, Neuropterida, Neuroptera: Myrmeleontidae). *Graellsia*, 69 (2): 283-321.
- Montserrat, V.J. y Díaz-Aranda, L.M., 1987. Contribución al conocimiento de los neurópteros (Neur.: Raphidioptera, Planipennia) de Cuenca. *Boletín Asociación Española Entomología*, 11: 171-189.
- Montserrat, V.J. y Díaz-Aranda, L.M., 1988. Contribución al conocimiento de los Neurópteros de Castellón (Insecta, Neuropteroidea, Planipennia). *Mediterranea, ser.biol.*, 10: 87-95.
- Montserrat, V.J. y Díaz-Aranda, L.M., 1989. Contribución al conocimiento de los neuropteros de Castellón (Insecta, Neuropteroidea, Planipennia). *Mediterranea, ser.biol.*, 11: 47-58.
- Montserrat, V. J. y Díaz-Aranda, L. M., 2012. Los estadios larvarios de los crisópidos Ibéricos (Insecta, Neuroptera, Chrysopidae), nuevos elementos sobre la morfología larvaria aplicables a la sistemática de la familia., *Graellsia* 68: 31-158.
- Montserrat, V.J., Gamarra, P. y Deretsky, Z., 1999. The neuropterological fauna of the houses of the city of Madrid. *Journal of Neuropterology*, 2: 35-44.
- Montserrat, V.J., Marín, F. y Díaz Aranda, L., 1994. Contribución al conocimiento de los neurópteros de Lérida (Insecta, Neuroptera). *Zoologica baetica*, 5: 41-64.
- Montserrat, V. J. y Martinez, M. D., 1995. On the possible myrmecophily of Nemopterinae larvae (Neuroptera, Nemopteridae). *Sociobiology*, 26: 55-68.
- Montserrat, V. J. y Triviño, V., 2013. *Atlas de los neurópteros de la Península Ibérica e Islas Baleares (Insecta, Neuroptera: Megaloptera, Raphidioptera, Planipennia) / Atlas of the Iberian and Balearic lacewings (Insecta, Neuroptera: Megaloptera, Raphidioptera, Planipennia)*. Monografías de la Sociedad Entomológica Aragonesa, vol. 13, Zaragoza, 154 pp., 136 mapas.
- Montserrat, V. J., Triviño, V. y Acevedo, F., 2012. Los nemoptéridos y crócidos de la Península Ibérica (Insecta: Neuroptera). *Heteropterus Revista de Entomología*, 12, 2: 231-255.
- Montserrat, V. J., Triviño, V. y Acevedo, F., 2013. Contribución al conocimiento de los neurópteros de Navarra (Insecta: Neuroptera). *Heteropterus Revista de Entomología*, 13, 1: 1-18.
- Morgan, M.J., 1980. Contribución al catálogo faunístico del Coto Nacional de las Sierras de Cazorla y Segura. En: *Fauna de Cazorla. Invertebrados*. M.G. de Viedma (Ed.), Monografías Mº. Agricultura, ICONA, 23, 129 pp. Madrid.
- Morista, M., 1954. Dispersion and population pressure. Experimental studies on the population density of an ant-lion, *Glenuroides japonicus* McL. *Japanese Journal of Ecology*, 4: 71-79
- Morrison, L. W., 2004. Spatiotemporal variation in antlion (Neuroptera: Myrmeleontidae) density and impacts on ant (Hymenoptera: Formicidae) and generalized arthropod foraging. *Annals of the Entomological Society of America*, 97: 913-922.

Morton, K.J., 1907. Notes on Neuroptera collected in Corsica by Miss Fountaine. *Entomologist's Monthly Magazine*, 43: 1-2.

Morton, K.J., 1925. Notes on Neuroptera from Palestine, including a description of a new species of Myrmeleonidae. *Transactions Entomological Society London*, 1925: 403-412.

Morton, K.J., 1930. Some Riviera notes chiefly concerning Odonata and Neuroptera. *Entomologist's Monthly Magazine*, 66: 1-5.

Morton Wheeler, W., 1930. *Demons of the dust*. W.W. Norton y Company, inc., New York, 378 pp.

Mountfort, G., 1968. *Portrait of a Wilderness. The story of the Coto Doñana Expeditions*. David y Charles (eds.), Newton Abbot, Devon, 240 pp.

Myskowiak, J. y Nel, A., 2016. New antlion species (Insecta, Neuroptera, Palaeoleontidae) from the Lower Cretaceous Crato Formation in northeastern Brazil. *Cretaceous Research*, 59: 278-284.

Navarro, V., Baixeras, J. y Tormos, J., 1988. Insectos de la Devesa de L'Albufera: 53. *Monografías del Ayuntamiento de Valencia*, 2: 1-146.

Navás, L., 1900 a. Notas entomológicas III. Neurópteros de Montseny (Barcelona). *Actas Sociedad Española Historia Natural*, 29: 92-96.

Navás, L., 1900 b. Notas entomológicas VI. Algunas costumbres de las hormigas y hormiga-leones. *Actas Sociedad Española Historia Natural*, 29: 218-222.

Navás, L., 1902 a. Fauna entomológica estival de Brihuega (Prov. de Guadalajara). *Boletín Sociedad aragonesa Ciencias Naturales*, 1: 82-84, 213-220.

Navás, L., 1902 b. Una excursió científica a la Serra Nevada. *Bulletin Institució Catalana d'Historia Natural*, 2: 29-36, 46-50, 85-90, 100-105.

Navás, L., 1903. Algunos Neurópteros de España, nuevos. *Boletín Sociedad aragonesa Ciencias naturales*, 2: 99-109.

Navás, L., 1904 a. Notas neuropterológicas. V, Myrmeleonidos de España I. *Bulletin Institució Catalana d'Historia Natural*, 1,2: 6-10.

Navás 1904 b. Notas neuropterológicas. VI, (Myrmeleonidos de España). *Bulletin Institució Catalana d'Historia Natural*, 3,4: 19-25.

Navás, L., 1904 c. Excursión de la Sociedad Aragonesa de Ciencias Naturales a la Sierra de Guara. *Boletín Sociedad Aragonesa Ciencias Naturales*, 3: 190-201.

Navás, L., 1904 d. Excursión al Moncayo. *Boletín Sociedad Aragonesa Ciencias Naturales*, 3: 139-167.

Navás, L., 1904 e. Notas zoológicas.II. Neurópteros de la provincia de Barcelona cogidos por el P. Eugenio Saz S.J. *Boletín Sociedad Aragonesa Ciencias Naturales*, 3: 10-16: (122-127).

Navás, L., 1905 a. Notas entomológicas.XII. Neurópteros de Pozuelo de Calatrava (C.Real). *Boletín Real Sociedad Española Historia Natural*, 1905: 503-509.

- Navás, L., 1905 b. Notas zoológicas. VIII. Mis excursiones durante el verano de 1904. *Boletín Sociedad Aragonesa Ciencias Naturales*, 4: 107-131.
- Navás, L., 1905 c. Catálogo descriptivo de los insectos Neurópteros de los alrededores de Madrid. *Revista Real Academia Ciencias exactas, físicas y naturales Madrid*, 2, 4: 1-54.
- Navás, L., 1905 d. Notas neuropterológicas VII. Roberto Mac Lachlan (noticia biográfica). *Bulletin Institució Catalana d'Historia Natural*, 2º (3-4): 44-47.
- Navás, L., 1905 e. Notas neuropterológicas. VI. Neurópteros de Montserrat. *Bulletin Institució Catalana d'Historia Natural*, 5: 11-21.
- Navás, L., 1906. Neurópteros de España y Portugal [parte 1]. *Brotéria*, 5: 145-184, [partes 2-3]: 1907 6: 43-100, (3) 1908 7: 5-131.
- Navás, L., 1907 a. Nota. *Boletín Real Sociedad Española Historia Natural*, 1907: 115.
- Navás, L., 1907 b. Neurópteros de España y Portugal. *Broteria*, 6: 88-100.
- Navás, L., 1909 a. Neurópteros de los alrededores de Madrid. *Revista Real Academia Ciencias exactas, físicas y naturales Madrid*, 8: 370-380.
- Navás, L., 1909 b. Neurópteros nuevos de la fauna Ibérica. *Memorias I. Congreso Nat. esp.*: 143-158.
- Navás, L., 1909 c. Notas entomológicas V. Neurópteros del Monzayo y Zaragoza. *Actas Real Sociedad Española Historia Natural*, 29: 172-176.
- Navás, L., 1910. Mis excursiones entomológicas durante el verano de 1909 (2 Julio-3 Agosto). *Bulletin Institució Catalana d'Historia Natural*, 10: 32-56, 74-75.
- Navás, L., 1911. Excursiones por los alrededores de Granada. *Boletín Sociedad Aragonesa Ciencias Naturales*, 10: 204-211.
- Navás, L., 1912 a. Notas sobre Mirmeleónidos (Ins. Neur.). *Brotéria (Zoológica)*, 10: 29-75, 85-97.
- Navás, L., 1912 b. Myrmeleonides (Ins. Nev.) nouveaux ou peu connus. *Annales de la Societe Scientifique de Bruxelles*, 36: 203-248.
- Navás, L., 1912 c. Bemerkungen über die neuropteren der Zoologischen Staatssammlung in München. *Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft*, 3 (1912): 1-7.
- Navás, L., 1912 d. Nota. *Boletín Sociedad Aragonesa Ciencias Naturales*, 11(7-8): 162.
- Navás, L., 1912 e. Insectos neurópteros nuevos o poco conocidos. *Memorias Real Academia Ciencias y Artes Barcelona*, 10: 136-202.
- Navás, L., 1912 f. Mirmeleónido nuevo de Canarias. *Revista Real Academia Ciencias exactas, físicas y naturales Madrid*, 10: 671-673.
- Navás, L., 1913 a. Cuatro pequeñas colecciones de Neurópteros de la Península Ibérica. *Boletín Sociedad Aragonesa Ciencias Naturales*, 12: 77-91.

- Navás, L., 1913 b. Excursiones por los alrededores de Zaragoza. *Boletín Sociedad Aragonesa Ciencias Naturales*, 12: 61-69, 75-77.
- Navás, L., 1913 c. Visita a S. Esteban de Litera (Huesca) (Conclusión). *Boletín Sociedad Aragonesa Ciencias Naturales*, 12: 89-91, 98-101.
- Navás, L., 1913 d. Mirmeleónidos (Ins. Neur.) de la Fauna Ibérica. *Congr. Madrid Asociación Española para el progreso de las Ciencias*, 5: 5-37.
- Navás, L., 1913 e. Algunos Neurópteros de Marruecos. *Memorias Real Sociedad Española Historia Natural*, 8: 111-122.
- Navás, L., 1913 f. Bemerkungen über die neuropteren der Zoologischen Staatssammlung in München V. *Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft*, 4: 9-15.
- Navás, L., 1913 g. Neurópteros nuevos de América. *Broteria*, 1913 (11): 45-53.
- Navás, L., 1914 a. Mirmeleónidos (Ins. Neur.) de Europa. Pp. 746-766. En: *IXe Congrès International de Zoologie* (Monaco 1913).
- Navás, L., 1914 b. Algunos Neurópteros de Manresa. *Boletín Sociedad Aragonesa Ciencias Naturales*, 13: 174-176.
- Navás, L., 1914 c. Insectes Neuropteres, Planipennia et Mecoptera. En: *Voyage de Ch. Alluaud et R. Jeannel en Afrique Orientale*, 1911-1912: 1-52. Librairie Albert Schultz, Paris.
- Navás, L., 1914 d. Neurópteros de Mallorca. *Boletín Sociedad Aragonesa Ciencias Naturales*, 13: 185-192.
- Navás, L., 1914 e. Neurópteros nuevos o poco conocidos (tercera serie). *Memorias Real Academia Ciencias y Artes Barcelona*, 11 (13): 105 - 119.
- Navás, L., 1914 f. Mirmeleónidos (Ins. Neur.) de Europa. *Revista de la Real Academia de Ciencias Exactas Fisicas y Naturales de Madrid*, 13: 602-635.
- Navás, L., 1914 g. Neurópteros del Moncayo (Zaragoza). *Boletín Sociedad Aragonesa Ciencias Naturales*, 13: 207-218.
- Navás, L., 1914 h. Excursión anual de la Sociedad Aragonesa de Ciencias Naturales a Ortigosa y Valvanera (Logroño). Conclusión. *Boletín Sociedad Aragonesa Ciencias Naturales*, 13: 29-37.
- Navás, L., 1914 i. Algunos neurópteros de los alrededores de Madrid. *Boletín Sociedad Aragonesa Ciencias Naturales*, 13: 38-41.
- Navás, L., 1914 j. Neurópteros nuevos o poco conocidos (tercera serie). *Memorias Real Academia Ciencias y Artes Barcelona*, 11 (13): 193-215.
- Navás, L., 1915. Notas entomológicas, 2ª Serie. Excursiones por Cataluña. Julio 1914. *Boletín Sociedad Aragonesa Ciencias Naturales*, 14: 27-32, 35-59, 66-80.
- Navás, L., 1916 a. Excursions entomologiques al nord de la provincia de Lleida. *Bulletin Institució Catalana d'Historia Natural*, 16: 150-158.

- Navás, L., 1916 b. Excursiones por el norte de España. *Congreso Asociación Española Progreso Ciencias*, 6: 161-179.
- Navás, L., 1916 c. Excursión al valle de Arán (Lerida). *Boletín Sociedad Aragonesa Ciencias Naturales*, 15: 179-194.
- Navás, L., 1916 d. Nota. *Boletín Sociedad Aragonesa Ciencias Naturales*, 15 (8): 178.
- Navás, L., 1916 e. Les Myrméléonides d'Europe et des Contrées limitrophes. *Insecta*, 61: 12-18, 64: 79-84.
- Navás, L., 1917. Comunicaciones entomológicas. 2. Excursiones entomológicas por Aragón y Navarra. *Revista Academia Ciencias Zaragoza*, 2: 81-91.
- Navás, L., 1918. Excursiones entomológicas por el norte de la provincia de Lérida. *Bulletin Institució Catalana d'Historia Natural*, 18: 36-49.
- Navás, L., 1919 a. Excursiones entomológicas por Cataluña durante el verano de 1918. *Memorias Real Academia Ciencias Artes Barcelona*, 15: 181-214.
- Navás, L., 1919 b. Neurópteros de España nuevos, segunda serie. *Boletín Sociedad Entomológica Española*, 11, 7-8: 218-223.
- Navás, L., 1919 c. Notas entomológicas, 2ª serie. Excursión anual de la Sociedad Aragonesa de Ciencias Naturales al Valle de Ordesa (Huesca) (22-29 de julio de 1918). *Boletín Sociedad Ibérica Ciencias Naturales*, 18: 37-44.
- Navás, L., 1919 d. Once neurópteros nuevos españoles. *Boletín Sociedad Entomológica Española*, 2, 1: 48-56.
- Navás, L., 1921 a. Mis excursiones del verano de 1919. *Memorias Real Academia Ciencias Artes Barcelona*, 17, 6: 143-169.
- Navás, L., 1921 b. Excursiones científicas realizadas durante el verano de 1920. *Congreso Asociación Española Progreso Ciencias*, sec.4 A: 59-74.
- Navás L., 1922 a. Excursions entomologiques de L'istiu de 1922. *Arxius Institut Ciencies*, 8: 1-34.
- Navás, L., 1922 b. Algunos insectos del Museo de París. *Revista Academia Ciencias Zaragoza*, 7: 15-51.
- Navás, L., 1922 c. Mis excursiones entomológicas durante el verano de 1921. *Boletín Sociedad Entomológica Española*, 5: 107-119.
- Navás, L., 1922 d. Algunos insectos recogidos por D. Fermin Cervera en las provincias de Tarragona, Castellón y Valencia. *Boletín Sociedad Entomológica Española*, 5: 147-148.
- Navás, L., 1922 e. Névroptères de Barbarie. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord*, 13: 251-253.
- Navás, L., 1923. Excursiones por Aragón durante el verano de 1923. *Boletín Sociedad Iberica Ciencias Naturales*, 22, 9-10: 161-176.

Navás, L., 1924 a. *Entomologia de Catalunya. Neuròpters. Fasc.I. Neuròpters propis. Fauna de Catalunya*, Institut d'Estudis Catalans, sec.ciències, Barcelona, 271 pp.

Navás, L., 1924 b. Insectes de l'excursió de D.Ascensi Codina a Castella i Andalusia al Juny de 1923. *Trabajo Museo Ciencias Naturales Barcelona*, 4, 11: 3-10.

Navás, L., 1924 c. Mis excursiones entomológicas del verano de 1924. *Broteria*, 21,3: 115-150.

Navás, L., 1925 a. Insectos de Sena (Huesca), *Boletín Sociedad Iberica Ciencias Naturales*, 24: 91-95.

Navás, L., 1925 b. Sinopsis de los Neurópteros (Ins.) de la Península Ibérica, *Memorias Sociedad Ibérica Ciencias Naturales*, 4: 1-150.

Navás, L., 1925 c. Mis excursiones del verano de 1925. *Broteria*, 22: 131-140.

Navás, L., 1926. Neuropteres d'Egypte et de Palestine. II. Famille des Myrmeleonides. *Bulletin de la Societe Royale Entomologique d'Egypte*, 1926: 26-62.

Navás, L., 1927 a. Insectos del Museo de Estocolmo. *Revista Academia Ciencias Madrid*, 24: 28-39

Navás, L., 1927 b. Insekten aus der ehemaligen Ordnung der Neuropteren, gesammelt im nördlichen und östlichen Spanien, hauptsächlich von Dr. F. Haas in den Jahren 1914-1918, *Senckenbergiana*, 9, 3-4: 112-114.

Navás, L., 1927 c. Mis excursiones científicas en 1926, *Revista Academia Ciencias exactas, físicas, químicas y naturales Zaragoza*, 10: 81-124.

Navás, L., 1927 d. Insectos recogidos en España por el doctor F. Haas, *Boletín Sociedad Entomologica España*, 10: 121-124.

Navás, L., 1927 e. Insectos nuevos de la península ibérica. *Boletín Sociedad Entomológica Española*, 10: 78-84.

Navás, L., 1928 a. Comunicaciones entomológicas. 10. Mis excursiones científicas en 1927, *Revista Academia Ciencias Zaragoza*, 11: 79-134.

Navás, L., 1928 b. Insectos de Valencia, recogidos por D. José M. Carbajosa. *Boletín Sociedad Entomológica Española*, 11: 164-165.

Navás, L., 1928 c. Excursiones por la provincia de Gerona, *Bulletin Institució Catalana d'Historia Natural*, 8, 1: 37-53.

Navás, L., 1928 d. Insetti europei del Museo Civico di Genova. *Bolletino Societa Entomologica Italiana*, 60 (5): 75-83.

Navás, L., 1929 a. Insectos Neuropteros y afines. *Boletín Sociedad Entomológica Española*, 12: 38-42.

Navás, L., 1929 b. Excursiones por la provincia de Gerona en julio y agosto de 1928. *Bulletin Institució Catalana d'Historia Natural*, 2, 9: 27-48.

- Navás, L., 1930 a. Excursió entomològica a la vall de Noguera de Cardós (LLeida), *Bulletin Institució Catalana d'Historia Natural*, 10: 156-169.
- Navás, L., 1930 b. Excursió entomològica a la vall de Noguera de Cardós (LLeida), *Bulletin Institució Catalana d'Historia Natural*, 10: 156-169.
- Navás, L., 1931 a. De mis últimas excursiones entomológicas (1930-1931), *Boletín Sociedad Entomologica España*, 14: 116-130.
- Navás, L., 1931 b. Entomología del Pirineo. *Publicaciones Academia Ciencias Zaragoza*, 1931-1932: 233-246.
- Navás, L., 1932 a. Les fourmilions (Insectes Névroptères) franco-belges. *Compte Rendu Assotiation Française pour l'avancement des Sciences*, 56: 285-288.
- Navás, L., 1932 b. Fáunula de Sobradiel (Zaragoza). *Publicaciones Academia Ciencias Zaragoza*, 16: 11-28.
- New, T. R., 1982 a. A reappraisal of the status of the Stilbopterygidae (Neuroptera: Myrmeleontoidea). *Journal of the Australian Entomological Society*, 21: 71-75.
- New, T. R., 1982 b. Notes on some early stages of *Stilbopteryx* Newman (Neuroptera, Myrmeleontidae). *Neuroptera International*, 2: 89-94.
- New, T.R., 1983. Notes on the New Zealand antlion, *Weeleus acutus* (Neuroptera). *New Zealand Journal of Zoology*, 10: 281-284.
- New, T. R., 1985 a. A revision of the Australian Myrmeleontidae (Insecta: Neuroptera). I. Introduction, Myrmeleontini, Protoplectrini. *Australian Journal of Zoology, Supplementary Series*, 104: 1-90.
- New, T. R., 1985 b. A revision of the Australian Myrmeleontidae (Insecta: Neuroptera). II. Dendroleontini. *Australian Journal of Zoology, Supplementary Series*, 105: 1-170.
- New, T. R., 1985 c. A revision of the Australian Myrmeleontidae (Insecta: Neuroptera). III. Distoleontini and Acanthaclisinae. *Australian Journal of Zoology, Supplementary Series*, 106: 1-159.
- New, T.R., 1986. A review of the Biology of Neuroptera Planipennia, *Neuroptera International. Supplemental*, 1: 1-58.
- New, T.R., 1989. *Planipennia, Lacewings*, Handbuch der Zoologie IV, 30, Walter de Gruyter, Berlin, 132 pp.
- New, T. R., 1991. Neuroptera (lacewings). Pp. 525-542. *En*: Naumann, I. D. (chief ed.). *The Insects of Australia*. 2nd Edition. Vol. 1. Melbourne University Press, Melbourne. [xvii] + 542 pp.
- Nicholson, D.B., Ross, A. J. y Mayhew, P. J., 2014. Fossil evidence for key innovations in the evolution of insect diversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281 (1793): 20141823. DOI: 10.1098/rspb.2014.1823.
- Nicoli Aldini, R., 2007. Observations on the larval morphology of the antlion *Myrmeleon bore* (Tjeder, 1941) (Neuroptera Myrmeleontidae) and its life cycle in the Po Valley (northern Italy). *En*: Pantaleoni, R. A., Letardi, A. y Corazza, C. (eds.). *Proceedings of the Ninth*

International Symposium on Neuropterology (20-23 June 2005, Ferrara, Italy). Annali del Museo Civico di Storia Naturale di Ferrara, 8: 59-66.

Niven, J. E., Graham, C. M., y Burrows, M., 2008. Diversity and evolution of the insect ventral nerve cord. *Annual Review of Entomology*, 53: 253-271.

Novak, G.B., 1891. Terzo cenno sulla fauna dell'Isola Lesina in Dalmazia. Neuroptera. *Society Hist.nat. Croatica*, 1891: 1-9.

Okamoto, H., 1910. Die Myrmeleoniden Japans. *Wiener Entomologische Zeitung*, 29: 275-300.

Olivier, G. A., 1792. *Encyclopedie méthodique. Histoire naturelle*. Vols. 5-7 (Insectes). Paris.

Oswald, J. D., 1993. Phylogeny, taxonomy, and biogeography of extant silky lacewings (Insecta: Neuroptera: Psychopsidae). *Memoirs of the American Entomological Society*, 40:iii+1-65

Oswald, J. D., 2016. *Neuropterida species of the world: a catalogue of the species-group names of the extant and fossil Neuropterida (Insecta: Neuroptera, Megaloptera and Raphidioptera) of the World*. Disponible en: <http://lacewing.tamu.edu/Species-Catalogue/index.html>.

Oswald, J. D. y Tauber, C. A., 2001. Recognition of larval Neuroptera. Preimaginal stages of the family Hemerobiidae. Pp. 50-60. En: McEwen, P. K.; New, T. R.; Whittington, A. E. (eds.). *Lacewings in the crop environment*. Cambridge University Press, Cambridge. 546 pp.

Pallas, P. S., 1772. Spicilegia zoologica, quibus novae imprimis et obscurae animalium species iconibus, descriptionibus atque commentariis illustrantur, cura P. S. Pallas. G. A. Lange, Berolini, Vol 1, Fasciculus 9.

Pantaleoni, R. A., 2010. Nomenclatural roots of Neuropterida: Linnaeus' era. Pp. 215-229. En: Devetak, D.; Lipovšek, S.; Arnett, A. E. (eds.). *Proceedings of the 10th International Symposium on Neuropterology (22-25 June 2008, Piran, Slovenia)*. University of Maribor, Maribor, Slovenia. 307 pp.

Pantaleoni, R.A. y Badano, D., 2012. *Myrmeleon punicanus* n. sp., a new pitbuilding antlion (Neuroptera Myrmeleontidae) from Sicily and Pantelleria. *Bulletin of Insectology*, 65 (1): 139-148.

Pantaleoni, R. A., Cesaroni, C. y Nicoli Aldini, R., 2010. *Myrmeleon mariaemathildae* n. sp.: a new Mediterranean pit-building antlion (Neuropterida Myrmeleontidae). *Bulletin of Insectology* 63, 1: 91-98.

Pantaleoni, R. A., Martínez del Mármol Marín, G.; León Vigara, R., 2012. Second record of *Pseudimares aphrodite* H. Aspöck et U. Aspöck, 2009 (Neuroptera, Myrmeleontidae), *Biodiversity Journal*, 3: 129-131.

Papp, Z., 1981. *Hybothorax graffi* Ratzeburg, egy ritkább hangyaleso-parazita (Hymenoptera: Chalcididae) [=Hybothorax graffi Ratzeburg, a rare ant-lion parasite (Hymenoptera: Chalcididae)]. *Rovartani Közlemények* [=Folia Entomologica Hungarica] (N.S.), 34: 239-240.

- Percheron, A., 1833. Note sur la larve du *Myrmeleon libelluloïdes* (Extrait d'une Monographie de la tribu des Myrméléonides.). *Magasin de Zoologie, d'Anatomie Comparée et de Palaeontologie* (Guérin-Méneville), 3: 1-6.
- Pérez-González, S. y Zaballos, J. P., 2013. Antennal morphology of the endogean carabid genus *Typhlocharis* (Coleoptera: Carabidae: Anillini): description of *sensilla* and taxonomic implications. *Journal of Morphology*, 274: 809–823.
- Phillips, S. J., Anderson y R. P., Schapire, R. E., 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190: 231–259.
- Phillips, S.J. y Dudík, M., 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31: 161-175.
- Pictet, F.J., 1865. *Synopsis des Névroptères d'Espagne*. Section II Neuroptera: 51-84, 108-114, 116-117, H.G.Baillière y F.Savy (Eds.), Paris.
- Piotrowski, H. O. 1969. *Zur morphologie, Anatomie, und Biologie der Ameisenjungfer, Euroleon nostras Fourcroy*. Diplomarbeit, Univ. Heidelberg. 87 pp
- Pitarque, A., 1908. Excursión al Burgo. *Boletín Sociedad Aragonesa Ciencias Naturales*, 7: 22-23.
- Plett, A., 1964. Einige Versuch zum Beutefangverhalten und Trichterbauen der Ameisenlöwen *Euroleon nostras* Fourcr. (Myrmeleonidae). *Zoologischer Anzeiger*, 173: 202-209.
- Poda, N., 1761. *Insecta musei Graecensis, quae in ordines, genera et species juxta systema naturae Caroli Linnaei digessit. Jaonnem Baptistam Dietrich, Graecii*, 127.
- Poll, M., 1936. Contribution à l'étude de l'histophysiologie de l'appareil urinaire des larves de Myrmeleontides. *Mémoires du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique*, 3: 635-666.
- Popov, A., 1973. Über die präimaginalen Stadien paläarktischer Vertreter der Ordnung Neuroptera und Versuch einer neuen systematischen Gruppierung der Familien mit Rücksicht auf ihre morphologischen und ökologischen Besonderheiten. *Bulletin de l'Institut de Zoologie et Musée, Academie Bulgare des Sciences, Section de Biology*, 37: 79-101.
- Popov, A., 1967. *Investigations on the ecology, biology and distribution of Nemoptera sinuata Oliv. (Insecta, Neuroptera)*. Dissertation. St. Kliment Ohridski University of Sofia, Biology Faculty, Sofia. 143 pp
- Popov, A., 1973. Über die präimaginalen Stadien paläarktischer Vertreter der Ordnung Neuroptera und Versuch einer neuen systematischen Gruppierung der Familien mit Rücksicht auf ihre morphologischen und ökologischen Besonderheiten. *Izvestiya na Zoologicheskaya Institut s Muzei (=Bulletin de l'Institut de Zoologie et Musée)*, 37: 79-101.
- Popov, A., 1977. Wissenschaftliches Ergebnises der zoologischen Expedition des Nationalmuseum in Prag nach der Türkei Raphidioptera, Neuroptera und Mecoptera. *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*, 39: 271-277.
- Popov, A., 1984. The development of *Myrmecaelurus trigrammus* Pall. (Myrmeleonidae). Pp: 249–251. En: Gepp, J., Aspöck, H. & Hölzel, H. (Eds.), *Progress in World's Neuropterology. Proceedings of the 1st International Symposium on Neuropterology (22–26 September 1980, Graz, Austria)*, Privately printed, Graz, Austria. 265 pp.

- Popov, A., 2002. Autecology and biology of *Nemoptera sinuata* Olivier (Neuroptera: Nemopteridae). in Sziráki, G. (ed.). Neuropterology 2000. Proceedings of the Seventh International Symposium on Neuropterology (6-9 August 2000, Budapest, Hungary). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 48 (Supplement 2): 293-299.
- Porter, C. C., 1989. New Chilean Itamuton (Hymenoptera: Ichneumonidae: Mesostenini) reared from *Elicura litigator* (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Florida Entomologist*, 72: 660-664.
- Porter, C. C., 1998. A review of the genus *Myrmeleonostenus* (Hymenoptera: Ichneumonidae: Mesostenini) with description of two new species from Taiwan. *Journal of the Taiwan Museum [=Taiwan Sheng Li Bo Wu Guan]*, 51: 93-105.
- Principi, M. M., 1943. Contributi allo studio dei Neurotteri Italiani. II. *Myrmeleon inconspicuus* Ramb. ed *Euroleon nostras* Fourcroy. *Bollettino dell'Istituto di Entomologia dell'Università degli Studi di Bologna*, 14: 131-192.
- Principi, M. M., 1947. Contributi allo studio dei Neurotteri Italiani. VI. *Synclisis baetica* Ramb. (Myrmeleonidae - Acanthaclisini). *Bollettino dell'Istituto di Entomologia della Università degli Studi di Bologna*, 16: 234-253.
- Principi, M.M., 1952. Ricerche Zoologiche sul Massiccio del Pollino (Lucania-Calabria) VI. Neurotteri. *Annuario dell'Istituto e Museo di Zoologia dell'Università di Napoli*, 4, 10: 1-22.
- Principi, M.M., 1966. Neurotteri della Basilicata, della Calabria e della Sicilia. (Contributi allo studio dei Neurotteri italiani XVIII). *Memoire del Museo Civico di Storia Naturale di Verona*, 14: 3 63-388.
- Principi, M. M. y Canard, M. 1984., Feeding habits. Pp. 76-92 En: Canard, M.; Séméria, Y.; New, T. R. (eds.). *Biology of Chrysopidae*. Dr. W. Junk Publishers, The Hague. 294 pp
- Quicke, D. L. J., 1997. *Parasitic wasps*. Chapman and Hall (Eds.), London, U. K.
- Rambaut, A. J. y Drummond, A., 2007. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evolutionary Biology*, 7: 214. doi:10.1186/1471-2148-7-214.
- Rambur, M. P., 1842. *Histoire Naturelle des Insectes, Névroptères*. Librairie encyclopédique de Roret. Fain et Thunot: Paris. [xviii] + 534 pp., 12 lám.
- Randolf, S., Zimmermann, D. y Aspöck, U., 2013. Head anatomy of adult *Sisyra terminalis* (Insecta: Neuroptera: Sisyridae) -- functional adaptations and phylogenetic implications. *Arthropod Structure & Development*, 42: 565-582.
- Randolf, S., Zimmermann, D. y Aspöck, U., 2014. Head anatomy of adult *Nevrorthus apatelios* and basal splitting events in Neuroptera (Neuroptera: Nevrothidae). *Arthropod Systematics & Phylogeny*, 72: 111-136.
- Rasnitsyn, A. P. y Quicke, D. L. J. (eds.), 2002. *History of Insects*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. xii + 517 pp.
- Réaumur, R. A. F. 1742. *Mémoires pour servir à l'histoire des insectes*. Vol. 6, Paris.
- Redtenbacher, J., 1883. Zur Kenntnis der Myrmeleoniden-Larven. *Wiener Entomologische Zeitung*, 2: 289-296.

- Redtenbacher, J., 1884. Übersicht der Myrmeleoniden-Larven. Denkschriften, *Akademie der Wissenschaften Wien, Mathematische-Naturwissenschaftliche Klasse*, 48: 335-368.
- Resh, V.H. y Cardé, R.T. (eds.), 2009. *Encyclopedia of Insects*, Second Edition. Academic Press, Amsterdam / Boston / London / New York / Oxford / Paris / San Diego / San Francisco / Singapore / Sydney / Tokyo: [i]-[xxxvi], [1]-1132.
- Ribera, I. y Beutel, R.G., 2012. Coleópteros. Capítulo 31. Pp: 280-291. En: Vargas, P y Zardoya, R. (eds). *El árbol de la vida: sistemática y evolución de los seres vivos*. Madrid. 617 pp.
- Rice, H. M. A., 1969. An antlion (Neuroptera) and a stonefly (Plecoptera) of Cretaceous age from Labrador, Newfoundland. *Geological Survey of Canada*, Paper 68-65:iv + 1-11 [Addendum: unpaginated, [1] p.].
- Richard, G., 1952. Contribution à l'étude de la biologie des Fourmilions. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 77: 252-263.
- Richard, G. y Pons, R., 1951. Contribution à l'étude écologique des Fourmilions dans les Pyrénées-Orientales. *Vie et Milieu*, 2: 381-387.
- Riek, E. F., 1967. Structures of unknown, possibly stridulatory, function of the wings and body of Neuroptera; with an appendix on other endopterygote orders. *Australian Journal of Zoology*, 15: 337-348.
- Riek, E. F., 1968. A new genus and key to the species of Australian Stilbopterygidae (Neuroptera). *Journal of the Australian Entomological Society*, 7: 105-108.
- Riek, E. F., 1970. Neuroptera (Lacewings). Pp. 472-494 En: Melbourne University Press. *The insects of Australia*. Melbourne. 1029 pp
- Riek, E. F., 1976. The family Stilbopterygidae (Neuroptera) in Australia. *Journal of the Australian Entomological Society*, 15: 297-302.
- Roberts, F. H. S., 1928. A revision of the Australian Bombyliidae. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales*, 53: 90-144.
- Ronquist, F. y Huelsenbeck, J. P., 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, 19 (12): 1572-1574.
- Rosenhauer, W.G., 1856. *Die thiere Andalusiens nach dem Resultate einer Reise zusammengestellt, nebst den Beschreibungen von 249 neuen order bis jetzt noch unbeschriebenen Gattungen und Arten Erlangen 1856*, 429 pp.
- Rösel von Rosenhof, A. J., 1755. *Der monatlich- herausgegeben Insecten-Belustigung*. Theil 3. Johann Joseph Fleischmann, Nürnberg. 624+14 pp.
- Rossi, P., 1790. *Fauna Etrusca sistens insecta quae in provinciis Florentina et Pisana praesertim collegit Petrus Rossius*. Vol. 2 (of 2). Th. Masi & Sociorum, Liburni. 348 pp
- Rousset, A., 1966. Morphologie céphalique des larves de planipennes (Insectes Névroptéroïdes). *Memoires du Museum Nationale d'Histoire Naturelle, Paris (A)*, 42: 1-199.

- Saffré, G., 1957. Le tentorium de la larve du 3e stade d'*Acanthaclisis (Synclisis) baetica* Ramb. (Névroptère Planipenne - Famille des Myrmeleonidae). *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 82: 28–37.
- Sánchez, N., Yamasaki, H., Pardos, F., Sørensen, M. V. y Martínez, A., 2016. Morphology disentangles the systematics of a ubiquitous but elusive meiofaunal group (Kinorhyncha: Pycnophyidae). *Cladistics*, 1-27. doi:10.1111/cla.12143.
- Satar, A., Suludere, Z., Canbulat, S. y Özbay, C., 2006. Rearing the larval stages of *Distoleon tetragrammicus* (Fabricius, 1798) (Neuroptera: Myrmeleontidae) from egg to adult, with notes on their behaviour. *Zootaxa*, 1371: 57–64.
- Satar, A., Suludere, Z., Candan, S. y Canbulat, S., 2007. Morphology and surface structure of eggs and first instar larvae of *Croce schmidtii* (Navás, 1927) (Neuroptera: Nemopteridae). *Zootaxa*, 1554: 49-55.
- Satar, A., Tusun, S. y Aykut, M., 2014a. Morphology and surface structure of third instar larvae of *Solter ledereri* Navás, 1912 (Neuroptera: Myrmeleontidae) from Turkey. *Entomological News*, 124 (1): 67-72.
- Satar, A., Tusun, S. y Bozdoğan, H., 2014b. Third instars larvae of *Gepus gibbosus* Hölzel, 1968 (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Zootaxa*, 3793 (2): 281–285.
- Scharf, I. y Ovadia, O., 2006. Factors influencing site abandonment and site selection in a sit-and-wait predator: a review of pit-building antlion larvae. *Journal of Insect Behavior*, 19: 197-218.
- Scharf, I., Hollender, Y., Subach, A. y Ovadia, O., 2008 a. Effect of spatial pattern and microhabitat on pit construction and relocation in *Myrmeleon hyalinus* (Neuroptera: Myrmeleontidae) larvae. *Ecological Entomology*, 33: 337-345.
- Scharf, I., Filin, I., Golan, M., Buchshtav, M., Subach, A. y Ovadia, O., 2008 b. Phenotypic variation and plasticity in antlion populations: Effect of climate on adult body size and wing loading. *Journal of Evolutionary Biology*, 21: 162-172.
- Scharf, I., Subach, A. y Ovadia, O., 2008 c. Foraging behavior and habitat selection in pit-building antlion larvae in constant light or dark conditions. *Animal Behaviour*, 76: 2049-2057.
- Scharf, I., Golan, B. y Ovadia, O., 2009 a. The effect of sand depth, feeding regime, density, and body mass on the foraging behavior of a pit-building antlion. *Ecological Entomology*, 34: 26-33.
- Scharf, I., Filin, I., Subach, A. y Ovadia, O., 2009 b. A morphological and life history comparison between desert populations of a sit-and-pursue antlion, in reference to a co-occurring pit-building antlion. *Naturwissenschaften, Berlin*, 96:1147-1156.
- Schenck, A., 1877. Eine neue *Myrmeleon*-Larve von Mombach in Rheinhessen. *Entomologische Nachrichten*, 3, 93.
- Schneider, W.G., 1845. Verzeichniss der von Herrn Oberlehrer Zeller in Jahre 1844 in Sicilien und Italien Gesammelten Neuroptera, mit Beschreibung einiger neuen Arten. *Stettiner Entomologische Zeitung*, 11 (6): 338-346.
- Schrank von Paula, F., 1781. *Enummeratio insectorvm Avstriae indigenorum*. Klett & Franck, Avgvstae Vindelicorvm [=Augsburg]. [xxii] + 548 pp.

- Scopoli, J. A., 1763. *Entomologia Carniolica, exhibens insecta Carnioliae indigena et distributa in ordines, genera, species, varietates, methodo Linneana*. Ioannis Thomae Trattner, Vindobonae. [38] + 418 pp.
- Sellenschlo, U. y Tröger, E. J., 1993. Nachweise von Erzwespen der Unterfamilie Hybothoracinae (Hymenoptera: Chalcididae) in Deutschland als Parasitoide bei Netzflüglern (Neuroptera). *Entomologische Zeitschrift mit Insektenbörse*, 103: 207-210.
- Selman, B. J., 1965. The circulatory system of the alder fly *Sialis lutaria* L. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 144: 487-535.
- Séméria, Y. y Berland, L., 1988. *Atlas des Névroptères de France, et d'Europe. Mégaloptères – Raphidioptères-Névroptères Planipennes*, Éditions N. Boubée y Cie., Paris. 190 pp.
- Shields, K. S. y Pupedis, R. J., 1997. Morphology and surface structure of *Mantispa sayi* (Neuroptera: Mantispidae) eggs. *Annals of the Entomological Society of America*, 90: 810-813.
- Simberloff, D., King, L., Dillon, P., Lowrie, S., Lorence, D. y Schilling, E., 1978. Holes in the doughnut theory: the dispersion of ant-lions. *Brenesia*, 14/15: 13-46.
- Simon, D., 1985. Observations on *Nophis teillardi* Navás (Neuroptera: Myrmeleontidae), with description of the larva. *Israel Journal of Entomology*, 19, 171–179.
- Smith, R. C., 1934. Notes on the Neuroptera and Mecoptera of Kansas, with keys for the identification of species. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 7: 120-145.
- Southwood, T. R. E., 1992. *Ecological methods with particular reference to the study of insect populations*. Chapman and Hall, London, U. K.
- Stamatakis, A., Hoover, P. y Rougemont, J., 2008. A Rapid Bootstrap Algorithm for the RAxML Web Servers. *Systematic Biology*, 57: 758–771.
- Stange, L. A., 1961. Lectotype designations in the New World Myrmeleontidae. *Canadian Entomologist*, 93: 674-677.
- Stange, L. A., 1967. *Revision of the Brachynemurini of North America*. Ph.D. dissertation. University of California, Davis, California, USA. [iii] + [348] pp.
- Stange, L.A., 1970 a. Revision of the ant-lion tribe Brachynemurini of North America (Neuroptera: Myrmeleontidae). *University of California Publications in Entomology*, 55: 1–192.
- Stange, L. A., 1970 b. A generic revision and catalog of the western Hemisphere Glenurini with the description of a new genus and species from Brazil (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Los Angeles County Museum, Contributions in Science*, 186: 1-28.
- Stange, L. A., 1976. Clasificación y catálogo mundial de la tribu Dendroleontini con la redescrípción del género *Voltor* Navás (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Acta Zoologica Lilloana*, 31: 261-320.
- Stange, L. A., 1980. The ant-lions of Florida. II. Genera based on larvae. *Florida Department of Agriculture and Consumer Services, Division of Plant Industry, Entomology Circular*, 221: 1-4.

- Stange, L. A., 1989. Review of the New World Dimarini with the description of a new genus from Peru (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Florida Entomologist*, 72: 450-461.
- Stange, L.A., 1994. Reclassification of the New World antlion genera formerly included in the tribe Brachynemurini (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Insecta Mundi*, 8: 67-119.
- Stange, L. A., 2004. A systematic catalog, bibliography and classification of the world antlions (Insecta: Neuroptera: Myrmeleontidae). *Memoirs of the American Entomological Institute*, 74: 565 pp.
- Stange, L. A. y Miller, R. B., 1985. A generic review of the Acanthaclisine antlions based on larvae (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Insecta Mundi*, 1: 29-42.
- Stange, L. A. y Miller, R. B., 1990. Classification of the Myrmeleontidae based on larvae (Insecta: Neuroptera). Pp.: 151-169. En: Mansell, M. W. y Aspöck, H. (eds.). *Advances in Neuropterology. Proceedings of the Third International Symposium on Neuropterology (3-4 February 1988, Berg en Dal, Kruger National Park, South Africa)*. South African Department of Agricultural Development, Pretoria. 298 pp.
- Stange, L.A., Miller, R.B. y Wang, H.-Y., 2003. *Identification and biology of Myrmeleontidae (Neuroptera) in Taiwan*. I-Lan County Museum of Natural History, Taipei, Taiwan, 160 pp.
- Statz, G., 1936. Ueber neue Funde von Neuropteren, Panorpaten und Trichopteren aus den Tertiären Schiefer von Rott on Siebengebirge. *Decheniana: Verhandlungen des Naturhistorischen Vereins des Rheinlande und Westfalens*, 93: 208-255.
- Staunton, K.M., Robson, S.K., Burwell, C.J., Reside, A.E. y Williams, S.E., 2014. Projected distributions and diversity of flightless ground beetles within the Australian Wet Tropics and their environmental correlates. *PloS One*, 9 (2), e88635.
- Steffan, J. R. 1958. Comportement de *Lasiochalcidia igiliensis* (Ms.) et de l'espèce nouvelle *L. pugnatrix* (Hym. Chalcididae), parasites de fourmilions. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris*, (2) 30: 506-612.
- Steffan, J. R., 1959 a. Comportement de *Lasiochalcidia guineensis* Steff., Chalcidide parasite de Fourmilions. *Comptes Rendues Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences*, 249: 1932-1933.
- Steffan, J. R., 1959 b. Les chalcidiens parasites de Fourmilions. *Vie et Milieu*, 10: 303-317.
- Steffan, J. R., 1961a. Comportement de *Lasiochalcidia igiliensis* Ms., Chalcidide parasite de Fourmilions. *Comptes Rendues Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences*, 253: 2401-2403.
- Steffan, J. R., 1961 b. Comportement de l'*Hybothorax graffi* Ratz., Chalcidide parasite de Fourmilions. *Comptes Rendues Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences*, 252: 460-462.
- Steffan, J. R., 1965. Les larves de *Megistopus flavicornis* (Rossi), *Creoleon lugdunense* (Villers), *Neuroleon ocreatus* (Navás) et *N. nemausiensis* (Borkh.) (Planipennes, Myrmeleontidae). *Vie et Milieu*, 15: 693-707.
- Steffan, J. R., 1966. Les hôtes des *Lasiochalcidia* Ms. (Hym. Chalcididae) de la faune de France. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris*, (2) 38: 400-408.

- Steffan, J.R., 1968. Sur l'écologie et le comportement de la larve de *Megistopus flavicornis* (Rossi) (Plan. Myrmeleontidae). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris*, 40 (2): 492-496.
- Steffan, J. R., 1971. Contribution a l'étude des Neuroleon (Planipennes, Myrmeleontidae) de la faune de France. *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)*, 7: 797-839.
- Steffan, J. R., 1975. Les larves de Fourmilions (Planipennes: Myrmeleontidae) de la faune de France. *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)*, 11, 2: 383-410.
- Steinmann, H., 1963. Magyarország haugyalesői (Neuroptera). *Rovartani Köztemenyek, S.N.*, 16: 211-226.
- Stelzl, M., 1992. Comparative studies on mouthparts and feeding habits of adult Raphidioptera and Neuroptera (Insecta: Neuropteroidea). Pp: 341-347. En: Canard, M.; Aspöck, H.; Mansell, M. W. (eds.). *Current Research in Neuropterology. Proceedings of the Fourth International Symposium on Neuropterology (24-27 June 1991, Bagnères-de-Luchon, Haute-Garonne, France)*. Privately printed, Toulouse, France. 414 pp.
- Stelzl, M. y Gepp, J., 1990. Food-analysis of imagines of central European Myrmeleontidae (Insecta: Neuroptera). Pp: 205-210. En: Mansell, M. W.; Aspöck, H. (eds.). *Advances in Neuropterology. Proceedings of the Third International Symposium on Neuropterology (3-4 February 1988, Berg en Dal, Kruger National Park, South Africa)*. South African Department of Agricultural Development, Pretoria. 298 pp.
- Stitz, H., 1931. Planipennia. Pp. 67-304 En: Schultze, P. (ed.). *Biologie der Tiere Deutschlands*. Lfg. 33, Teil 35. Borntraeger: Berlin.
- Stitz, H., 1909. Zur Kenntnis des Genitalapparats der Neuropteren. *Zoologische Jahrbücher (Abteilung für Anatomie und Ontogenie)*, 27: 377-448.
- Stitz, H. 1927. *Ordnung: Netzflügler, Neuróptera*. Pp. XIV, 1-XIV, 19. En: P. Brohmer; P. Ehrmann; G. Ulmer (eds.). *Die Tierwelt Mitteleuropas*. Vol. 6. Quelle and Meyer, Leipzig.
- Suludere, Z., Satar, A., Candan, S. y Canbulat, S., 2006. Morphology and surface structure of eggs and first instar larvae of *Dielocroce baudii* (Neuroptera: Nemopteridae) from Turkey. *Entomological News, Philadelphia*, 117: 521-530.
- Suludere, Z., Canbulat, S. y Candan, S., 2009. External morphology of eggs of *Macronemurus bilineatus* and *Megistopus flavicornis* (Neuroptera, Myrmeleontidae): a scanning electron microscopy study. *Turkish Journal of Zoology*, 33: 387-392.
- Sundermeier, W., 1940. Der Hautpanzer des Kopfes und des Thorax von *Myrmeleon europaeus* und seine Metamorphose. *Zoologische Jahrbücher (Abteilung für Anatomie und Ontogenie)*, 66: 291-348.
- Tanaka, T., 1979. Notes on the larva of *Glenuroides okinawensis* Okamoto (Neuroptera: Myrmeleonidae). *Kontyû*, 47: 213-221.
- Tauber, C. A., 1974. Systematics of North American chrysopid larvae: *Chrysopa carnea* group (Neuroptera). *Canadian Entomologist*, 106: 1133-1153
- Tauber, C. A., 1991. Order Neuroptera. Pp. 126-143 En: Stehr, F. W. (ed.). *Immature insects*. Vol. 2. Kendall/Hunt Publishing Co., Dubuque, Iowa. xvi + 975 pp

- Tauber, C. A. y Krakauer, A., H., 1997. Larval characteristics and generic placement of endemic Hawaiian hemerobiids (Neuroptera). *Pacific Science*, 51: 413-423.
- Tellería J.L., Santos T., Refoyo P. y Muñoz J., 2012. Use of ring recoveries to predict habitat suitability in small passerines. *Distribution and Diversity*, 18 (11): 1130-1138.
- Thornhill. R. y Alcock, J., 1983. *The Evolution of Insect Mating Systems*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, U.S.A. 547 pp.
- Tillyard, R. J., 1916. Studies in Australian Neuroptera. No. ii. Descriptions of new genera and species of the families Osmylidae, Myrmeleontidae, and Ascalaphidae. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales*, 41: 41-70.
- Tjeder, B., 1952. Specimina typorum insectorum a Carolo Linnaeo descriptorum in Museo Degeeriano asservata. Pars III. Neuroptera. *Entomologisk Tidskrift*, 73: 203-206.
- Tjeder, B., 1954. *Myrmeleon formicarius* s.L. in the Helsingfors Museum. *Notulae Entomologicae*, 34: 59-60.
- Tjeder, B., 1970. Neuroptera. Pp. 89-99. En: Tuxen, S. L. [P.] (ed.). *Taxonomist's glossary of genitalia in insects*. 2nd edition. Munksgaard, Copenhagen. 359 pp.
- Triplehorn, A. C. y Johnson, F. N., 2005. *Borror and DeLong's Introduction to the Study of Insects*. Seventh edition, Thomson brooks/cole. United States of America. 864 pp.
- Tröger, E. J., 1988. Weitere Nachweise von *Acanthaclisis baetica* Rambur (Neuropteroidea: Planipennia: Myrmeleontidae) und ihren Larven im westlichen Mittelmeergebiet und in Nordwestafrika. *Entomologische Zeitschrift*, 98, 15: 220-223.
- Tröger, E. J., 1999. Neue Neuropteren-Funde auf Kreta. *Galathea, Berichte des Kreises Nürnberger Entomologen e. V.*, Supplement 5: 8-12.
- Vaidya, G., Lohman, D. J. y Meier, R., 2011. SequenceMatrix: concatenation software for the fast assembly of multi-gene datasets with character set and codon information. *Cladistics*, 27: 171-180.
- Vallisneri, A. [as Vallisnieri], 1717. Estratto d'Osservazioni Medico-Fisiche del Signor Antonio Vallisneri, o di persone illustri, comunicate al medesimo, consacrato al merito dell'Illustrissimo Signor Bernardino Zandrini, Medico in Venezia e dottissimo in ogni maniera d'arte bella, e di scienza. *La Galleria di Minerva*, 7: 151-154.
- Vallisnieri, A., 1733. *Opere fisico-mediche stampate e manoscritte dal Kavalier Antonio Vallisneri raccolte da Antonio suo figliuolo, corredate da una Prefazione in genere sopra tutte, e d'una in particolare sopra il Vocabolario della Storia Naturale*. 3 vols. S. Coleti, Venezia.
- van Zyl, A. y van der Linde, T. C. de K., 2000. Anatomy and histology of the alimentary canals of the antlion larvae *Furgella intermedia* Markl and *Palpares annulatus* Stitz (Neuroptera: Myrmeleontidae), with reference to their feeding physiology. *African Entomology*, 8: 179-188.
- Ventalló, D., 1904. Neuropters de Tarrasa. *Bulletin Institució Catalana d'Historia Natural*, 8,9: 113-115.
- Vera, J. A. (editor), 2004. *Geología de España* (Vera J.A., ed.). SGE-IGME, Madrid, 890 pp.


- Verdú J. R., Alba-Tercedor J. y Jiménez-Manrique M., 2012. Evidence of Different Thermoregulatory Mechanisms between Two Sympatric *Scarabaeus* Species Using Infrared Thermography and Micro-Computer Tomography. *PLoS-ONE*, 7 (3): e33914. doi:10.1371/journal.pone.0033914
- Vicente, M., 1902. Algunos insectos de Ortigosa, *Boletín Sociedad Aragonesa Ciencias Naturales*, 1: 186-189.
- Vidal y López, M., 1917. Junto al Río Almanzora. *Boletín Sociedad Aragonesa Ciencias Naturales*, 16: 27-32.
- Vidal y López, M., 1943. Catálogo provisional de Neurópteros de la región levantina. *Graellsia*, 1, 6: 13-24.
- Villeneuve, J., Canard, M., Lodé, T. y Rat-Morris, E., 2005. Ecological and eidonomic notes on the lacewing species *Psectra* diptera in western France (Neuroptera: Hemerobiidae). *Entomologia Generalis*, 28: 183-192.
- Vshivkova, T. S. y Makarkin, V. N., 2010. Ultrastructural morphology of leg cuticle derivatives useful for phylogenetic study of Neuropterida (Insecta: Megaloptera, Neuroptera): preliminary report. Pp: 287-300. En: Devetak, D.; Lipovšek, S.; Arnett, A. E. (eds.). *Proceedings of the 10th International Symposium on Neuropterology (22-25 June 2008, Piran, Slovenia)*. University of Maribor, Maribor, Slovenia. 307 pp.
- Walker, F., 1853. List of specimens of Neuropterous insects in the collection of the British Museum (Part II Sialidae-Nemopterides), *Notes Leyden Museum*, 2: 193-476.
- Wallace, G. E., 1942. Observations on the life history of a new chalcidoid wasp, an internal parasite of ant-lion larvae. *Annals of the Carnegie Museum*, 29: 31-40.
- Wanninger A., 2015. Morphology is dead – long live morphology! Integrating MorphoEvoDevo into molecular EvoDevo and phylogenomics. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 3: 54. doi: 10.3389/fevo.2015.00054.
- Whittington, A. E., 2002. Resources in Scottish Neuropterology, *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 48, 2: 371-387.
- Wiegmann, B. M., Trautwein, M. D., Kim, J. W., Cassel, B. K., Bertone, M. A., Winterton, S. L. y Yeates, D. K., 2009. Single-copy nuclear genes resolve the phylogeny of the holometabolous insects. *BMC biology*, 7 (1): 34. DOI: 10.1186/1741-7007-7-34.
- Wiens, J. J., 2003. Missing data, incomplete taxa, and phylogenetic accuracy. *Systematic Biology*, 52 (4): 528-538.
- Willmann, R., 1977. Die Myrmeleontidae (Insecta, Neuroptera) der Dodekanes/Ägäis. *Zoologische Jahrbücher (Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie)*, 104: 98-136.
- Wilson, D. S., 1974. Prey capture and competition in the ant lion. *Biotropica*, 6: 187-193.
- Winterton, S. L., 2003. Molecular phylogeny of Neuropterida with emphasis on the lacewings (Neuroptera). *Entomologische Abhandlungen, Staatliches Museum für Tierkunde in Dresden*, 61: 158-160.

- Winterton, S. L., Hardy, N. B. y Wiegmann, B. M., 2010. On wings of lace: phylogeny and Bayesian divergence time estimates of Neuropterida (Insecta) based on morphological and molecular data. *Systematic Entomology*, 35: 349-378.
- Wipfler, B., Courtney, G. W., Craig, D. A. y Beutel, R. G., 2012. First μ -CT-based 3D reconstruction of a dipteran larva—the head morphology of *Protanyderus* (Tanyderidae) and its phylogenetic implications. *Journal of Morphology*, 273, 9: 968–980. DOI: 10.1002/jmor.20035
- Wirkner, C.S. y Prendini, L., 2007. Comparative morphology of the hemolymph vascular system in scorpions – a survey using corrosion casting, MicroCT and 3D-reconstruction. *Journal of Morphology*, 268: 401-413.
- Wheeler, W. C.; Whiting, M., Wheeler, Q. D. y Carpenter, J. M., 2001. The phylogeny of the extant hexapod orders. *Cladistics*, 17: 113-169.
- Withycombe, C. L., 1925. A contribution towards a monograph of the Indian Coniopterygidae (Neuroptera). *Memoirs of the Department of Agriculture of India, Entomological Series*, 9: 1-20.
- Worldclim: “Bioclimatic variables”. (<http://www.worldclim.org/bioclim>).
- Wundt, H., 1961. Der Kopf der Larve von *Osmylus chrysops* L. (Neuroptera, Planipennia). *Zoologische Jahrbücher (Abteilung für Anatomie und Ontogenie)*, 79: 557-662.
- Yan, Y., Wang, Y.-y., Liu, X.-y., Winterton, S. L. y Yang, D., 2014. The first mitochondrial genomes of antlion (Neuroptera: Myrmeleontidae) and split-footed lacewing (Neuroptera: Nymphidae), with phylogenetic implications of Myrmeleontiformia. *International Journal of Biological Sciences*, 10: 895-908.
- Yasseri, A. M., 1994. Zur Fortpflanzung der Gefleckten Ameisenjungfer, *Euroleon nostras* (Four.), im Freiland und Labor. *Artenschutzreport*, 4: 56-62
- Yasseri, A. M., 1995. Untersuchungen zum Fortpflanzungsverhalten der gefleckten Ameisenjungfer *Euroleon nostras* (Fourcroy), Myrmeleontidae. *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie*, 9: 835-844.
- Yasseri, A. M. y Parzefall, J., 1996. Life cycle and reproductive behaviour of the antlion *Euroleon nostras* (Geoffroy in Fourcroy, 1785). in northern Germany (Insecta: Neuroptera: Myrmeleontidae). Pp: 269-288. En: Canard, M.; Aspöck, H.; Mansell, M. W. (eds.). *Pure and Applied Research in Neuropterology. Proceedings of the Fifth International Symposium on Neuropterology (2-6 May 1994, Cairo, Egypt)*. Privately printed, Toulouse, France. 341 pp
- Yasseri, A. M., Bergström, G., Franke, W. y Wassgren, A., 1996. Laboratory studies on the role of volatile compounds in mating of the antlion *Euroleon nostras* (Geoffroy in Fourcroy, 1785): behavioural and chemical aspects (Insecta: Neuroptera: Myrmeleontidae). Pp: 289-297. En: Canard, M.; Aspöck, H.; Mansell, M. W. (eds.). *Pure and Applied Research in Neuropterology. Proceedings of the Fifth International Symposium on Neuropterology (2-6 May 1994, Cairo, Egypt)*. Privately printed, Toulouse, France. 341 pp
- Yasseri, A. M., Parzefall, J., Rietdorf, M. y Francke, W., 1998. New studies on the role of volatile compounds in antlions (Neuroptera, Myrmeleontidae). En: Panelius, S. P. (ed.). *Neuropterology 1997. Proceedings of the Sixth International Symposium on Neuropterology (13-16 July 1997, Helsinki, Finland)*. *Acta Zoologica Fennica*, 209: 277-284.

- Youthed, G. J. y Moran, V. C., 1969 a. Pit construction by myrmeleontid larvae. *Journal of Insect Physiology*, 15: 867-875.
- Youthed, G. J. y Moran, V. C., 1969 b. The lunar-day activity rhythm of myrmeleontid larvae. *Journal of Insect Physiology*, 15: 1259-1271.
- Youthed, G. J. y Moran, V. C., 1969 c. The solar-day activity rhythm of myrmeleontid larvae. *Journal of Insect Physiology*, 15:1103-1116.
- Zacharuk, R.Y., 1985. Antennae and *sensilla*. En: Kerkut, G.A. & Gilbert, L.I. (Eds), *Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology*. Pergamon Press, Oxford, 6, pp. 1-69.
- Zacwilichowski, J., 1938. Eine für Polen neue Murmeleoniden-Art, *Megistopus falvicornis* Rossi. *Fragmenta faunistica*, 3: 435-438.
- Zhang, Q.-h., Zhou, G., Hoover, D. R., Michaelson, N. J., Bryant, P., Margaryan, A., Chauhan, K. R., Aldrich, J. R. y Schneidmiller, R. G., 2015. Serendipitous cross familial discovery of the first long-range chemical attractants for antlions (Neuroptera: Myrmeleontidae): (1R,2S,5R,8R)-iridodial and Z,E-nepetalactol. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2 (80): 1-7.
- Zimmermann, D., Klepal, W. y Aspöck, U., 2009. The first holistic SEM study of Coniopterygidae (Neuroptera) -- structural evidence and phylogenetic implications. *European Journal of Entomology*, 106: 651-662.
- Zimmermann, D., Randolph, S., Metscher, B. D. y Aspöck, U., 2011. The function and phylogenetic implications of the tentorium in adult Neuroptera (Insecta). *Arthropod Structure & Development*, 40: 571-582.

APÉNDICE I: TRABAJOS PUBLICADOS.

Acevedo, F., Monserrat, V.J. y Badano, D., 2013. The larvae of the two European species of genus *Distoleon*: *D. annulatus* (Klug, 1834) and *D. tetragrammicus* (Fabricius, 1798). A comparative description (Insecta, Neuroptera: Myrmeleontidae). *Zootaxa*, 3721 (5): 488–494.

 Zootaxa 3721 (5): 488–494
www.mapress.com/zootaxa/
Copyright © 2013 Magnolia Press

Article

ISSN 1175-5326 (print edition)
ZOOTAXA
ISSN 1175-5334 (online edition)

<http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3721.5.4>

<http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:pub:9432129B-C405-4189-8214-83F20C7FD5AC>

Comparative description of larvae of the European species of *Distoleon* Banks: *D. annulatus* (Klug, 1834) and *D. tetragrammicus* (Fabricius, 1798) (Neuroptera, Myrmeleontidae)

FERNANDO ACEVEDO¹, VÍCTOR J. MONSERRAT¹ & DAVIDE BADANO²

¹Departamento de Zoología y Antropología Física, Facultad de Biología, Universidad Complutense, Jose Antonio Novais, 2, 28040 Madrid, Spain. E-mail: facevedoramos@gmail.com; artmad@bio.ucm.es

²Istituto per lo Studio degli Ecosistemi, Consiglio Nazionale delle Ricerche, Traversa La Crucca 3, Regione Balduina, 07100 Li Punti, Sassari, Italy. E-mail: davide.badano@gmail.com

Abstract

The third instar larva of *Distoleon annulatus* (Klug, 1834) is described for the first time and compared with the larva of the other known species of the genus in Europe: *D. tetragrammicus* (Fabricius, 1798). Diagnostic characters of the larvae of the genus *Distoleon*, as well as the interspecific differences, are provided and illustrated. Larvae of *Distoleon* appear to be morphologically conservative and they are mainly recognized by means of the pigmentation pattern.

Key words: antlions, Nemoleontini, larval morphology, Europe


Introduction

The family Myrmeleontidae, commonly known as antlions, includes about 2000 described species in the world (Stange 2004), representing the largest family of Neuropterida. The larvae of most species develop in sandy habitats, therefore the success of the family has been attributed to this specialization (Mansell 1996). The larvae of some antlions construct pitfall traps, but most of them do not dig these remarkable structures, thus they are difficult to find in the field, which explains the scarce number of adequately described larvae (Stange & Miller 1990; Stange 2004).

The genus *Distoleon* Banks, 1910 is included in the tribe Nemoleontini by Stange & Miller (1990) and Stange (2004), a group presenting as typical common character three parallel teeth on the mandible which gradually increase in length toward the apex (with some exceptions, such as the genus *Glenurus*) (Stange & Miller 1990; Stange 2004). The genus *Distoleon* comprises at least 120 species distributed all across the Old World in tropical and temperate areas (Aspöck *et al.* 1980, 2001; Stange 2004). The larvae of this genus do not construct pitfalls traps and they are ambush predators, awaiting passing prey below the surface of sandy soils. The biology and larval stages were known only for the European *D. tetragrammicus* (Fabricius, 1798) (Brauer 1854; Hagen 1873; Redtenbacher 1884; Steffan 1975; Gepp & Hölzel 1989; Satar *et al.* 2006; Gepp 2010; Krivokhatsky 2011; Badano 2013) and for few Far Eastern species (Stange *et al.* 2003; Stange 2004). No available information exists on the larvae of the other European species *D. annulatus* (Klug, 1834), because the only alleged existing account on the larva of this taxon (Willmann 1977) is erroneous and it actually refers to *Gymnocnemia variegata* (Schneider, 1845), as clearly demonstrated by Cesaroni *et al.* (2010). *D. annulatus* is an Afro-Iranian endemic faunal element (Aspöck *et al.* 1980, 2001) reaching southernmost Europe. On the contrary, *D. tetragrammicus* is widespread in the western Palaearctic and it is particularly common in southern Europe (Aspöck *et al.* 1980, 2001).

A comparative study of the third instar larvae of the two European *Distoleon* species was conducted in order to investigate the distinctive characters useful in the identification of the genus and species, besides illustrating them by means of light microscopy.

Acevedo, F., Badano D. y Monserrat, V. J., 2013. The larva of *Tricholeon relictus* Hölzel y Monserrat, 2002 a synanthropic antlion (Neuroptera, Myrmeleontidae). *Zootaxa*, 3835 (3): 364-370.

 Zootaxa 3835 (3): 364–370
www.mapress.com/zootaxa/
Copyright © 2014 Magnolia Press

Article

ISSN 1175-5326 (print edition)
ZOOTAXA
ISSN 1175-5334 (online edition)

<http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3835.3.5>

<http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:pub:55CF6CD3-B628-40F3-92F2-DFA48D6966A7>

The larva of *Tricholeon relictus* Hölzel & Monserrat, 2002 a synanthropic antlion (Neuroptera, Myrmeleontidae)

FERNANDO ACEVEDO¹, DAVIDE BADANO² & VÍCTOR J. MONSERRAT¹

¹Departamento de Zoología y Antropología Física, Facultad de Biología, Universidad Complutense de Madrid, C/ Jose Antonio Novais, 2, 28040 Madrid, Spain. E-mail: facevedoramos@gmail.com; artmad@bio.ucm.es

²Istituto per lo Studio degli Ecosistemi, Consiglio Nazionale delle Ricerche (ISE-CNR), Traversa la Crucca 3, Regione Baldinca, I-07100 Li Punti SS, Italy & Sezione di Entomologia e Patologia Vegetale, Dipartimento di Agraria, Università degli Studi, via Enrico De Nicola, I-07100 Sassari SS, Italy; presently at Istituto di Biologia Agroambientale e Forestale, Consiglio Nazionale delle Ricerche (IBAF-CNR), Via Salaria km 29,3000, I-0015 Monterotondo Scalo RM, Italy & Centro Nazionale per lo Studio e la Conservazione della Biodiversità Forestale "Bosco Fontana", Strada Mantova 29, I-46045 Marmirolo (MN), Italy.
E-mail: davide.badano@gmail.com

Abstract

The larva of *Tricholeon relictus*, a Spanish endemic antlion of Afrotropical affinities, is described and illustrated for the first time also providing a comparison with the only other European member of the tribe Dendroleontini, *Dendroleon pantherinus*. The larva of this species is synanthropic but probably originally lived in cave-like habitats.

Key words: larval morphology, Neuropterida, Myrmeleontiformia, Mediterranean, Iberian peninsula

Introduction


The tribe Dendroleontini Banks, 1899 includes 35 genera of antlions distributed in Eurasia, Africa and Australia, where its maximum diversity is attained, but comprising very few species in North America (Stange 2004). Exclusively two species belonging to this group are reported for Europe: *Dendroleon pantherinus* (Fabricius, 1787), an Eurosibirian faunal element, and *Tricholeon relictus* Hölzel & Monserrat, 2002, a rare and recently discovered species only known for southern Spain (Hölzel & Monserrat 2002; Monserrat 2010; Monserrat & Acevedo 2011; Monserrat & Triviño 2013). The latter is undoubtedly the most interesting European antlion for a biogeographical point of view, as the genus *Tricholeon* Esben-Petersen, 1925 comprises only two other described species, both limited to southern Africa: *T. hirtellus* Esben-Petersen, 1925 and *T. nigripes* Kimmins, 1948 (Mansell 1988, 2000; Stange 2004). The members of this genus are average sized antlions with a mimetic body colouring, whose larval stages are closely associated with cave mouths and rock overhangs.

Mediterranean – southern Africa disjunctions in distribution are well documented for many animal and plant groups and probably imputable to periods of homogeneous climatic and environmental conditions between these regions, before the progressive desertification of the African continent (Bologna *et al.* 2008, Kirk-Spriggs & McGregor 2009). Most Mediterranean genera of Myrmeleontidae and in a few cases even species (e. g. *Nemoleon notatus* Rambur) are shared with the Afrotropical region, where they normally reach their maximum diversity and probably take origin. Nevertheless this type of disjunct distribution pattern is rare among antlions and only reported for *Tricholeon* and very recently *Solter*, despite the latter also penetrates in the northern part of the Afrotropical region (Mansell 2013), while the other genera are considerably more widespread.

The southernmost part of the Iberian Peninsula also represented a primary refuge for numerous animals and plants species during the Pleistocene glaciations (Hewitt 1993, 1996, 1999) and the present distribution of *T. relictus* indeed suggests that it is a remnant of former warmer climates which persisted in this area; its cave-dwelling habits may have contributed to its survival during the most extreme glacial periods.

Mansell (1988) revised the two southern African species, detailing their larval morphology and ecology, while the larva of *T. relictus* is described for the first time in the present work.

Badano, D., Acevedo, F. y Monserrat, V. J., 2014. The larvae of *Gepus invisus* Navás, 1912 and *Solter liber* Navás, 1912, a comparative description (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Zootaxa*, 3785 (1): 87-94.

 Zootaxa 3785 (1): 087–094
www.mapress.com/zootaxa/
Copyright © 2014 Magnolia Press

Article

ISSN 1175-5326 (print edition)
ZOOTAXA
ISSN 1175-5334 (online edition)

<http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3785.1.7>
<http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:pub:BAC478E8-AA75-4B5A-84C2-72C298EF0426>

The larvae of *Gepus invisus* Navás, 1912 and *Solter liber* Navás, 1912, a comparative description (Neuroptera: Myrmeleontidae)

DAVIDE BADANO^{1,3}, FERNANDO ACEVEDO² & VÍCTOR J. MONSERRAT²

¹Istituto per lo Studio degli Ecosistemi, Consiglio Nazionale delle Ricerche (ISE-CNR), Traversa la Crucca 3, Regione Balduina, I-07100 Li Punti SS, Italy & Sezione di Entomologia e Patologia Vegetale, Dipartimento di Agraria, Università degli Studi, via Enrico De Nicola, I-07100 Sassari SS, Italy. E-mail: davide.badano@gmail.com

²Departamento de Zoología y Antropología Física, Facultad de Biología, Universidad Complutense de Madrid, C/José Antonio Novais, 2, 28040 Madrid, Spain. E-mail: facevedoramos@gmail.com; artmad@bio.ucm.es

³Corresponding author

Abstract

The third instar larvae of *Gepus invisus* and *Solter liber* are comparatively described and illustrated for the first time with a particular emphasis on genus level characters. Larval morphology confirms a close relationship between these genera as they differ only in minor characters.

Key words: Larval morphology, Neuropterida, Myrmecaelurini, Gepini, antlion, Western Palaearctic

Introduction

Gepus Navás, 1912 and *Solter* Navás, 1912 are two closely related genera of Myrmeleontidae, representing a characteristic element of the antlion fauna of the arid and desert environments of the south-western Palaearctic region.

Gepus is a small genus, comprising 6 valid species (Hölzel 1983) distributed in the Sahara desert and Middle East. *G. invisus* Navás, 1912, the type species, is a widespread myrmeleontid reported from Mauritania, Morocco, Algeria, Tunisia, Egypt, Sudan, Israel, Saudi Arabia and Iran (Aspöck *et al.* 2001; Hölzel 1983).


Solter is larger, including 29 species and it has a similar but wider range reaching Europe and India, with a single recently described species from South Africa, however its maximum diversity is localized in Middle East and Arabian Peninsula (Aspöck *et al.* 2001; Mansell 2013; Stange 2004). The type species, *S. liber* Navás, 1912 is a saharo-eremial faunal element whose range encompasses Portugal, Spain, Morocco, Algeria, Tunisia, Egypt, Israel and Turkey (Aspöck *et al.* 2001; Stange 2004); moreover it is even reported from Mauritania and Mali (as Soudan Français) under the synonym *S. neglectus* Navás 1940 (Navás 1940), therefore it is one of the few species in the genus present in the Afrotropical region. In the Iberian peninsula this antlion is mainly reported from southern Spain and it is a characteristic, but seldom encountered, species of xeric and rocky biotopes (Monserrat & Acevedo 2013; Monserrat & Triviño 2013).

Despite Stange (2004) reports the discovery of the larvae of both genera in North Africa and includes them in his diagnostic key, they are actually undescribed to date. The aim of the present contribution is detailing and illustrating the external morphology of the larvae of the type species of both genera for comparative purposes.

Material and methods

The larvae were reared in small plastic containers filled with sand and kept at room temperature; they were fed with various insects: silverfishes (*Ctenolepisma* sp., *Lepisma saccharina* Linnaeus), ants (*Messor barbarus*, Linnaeus),

Badano, D., Acevedo, F., Pantaleoni, R. A. y Monserrat, V. J., 2016 b. *Myrmeleon almohadarum* sp. nov., from North Africa and Spain, with description of the larva (Neuroptera Myrmeleontidae). *Zootaxa*, 4196 (2): 210–220.

 Zootaxa 4196 (2): 210–220
http://www.mapress.com/j/zt/
Copyright © 2016 Magnolia Press

Article

ISSN 1175-5326 (print edition)
ZOOTAXA
ISSN 1175-5334 (online edition)

http://doi.org/10.11646/zootaxa.4196.2.2
http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:pub:75113EF0-968D-45E3-9787-9D4FCF029737

Myrmeleon almohadarum sp. nov., from Spain and North Africa, with description of the larva (Neuroptera Myrmeleontidae)

DAVIDE BADANO^{1,2}, FERNANDO ACEVEDO³, ROBERTO A. PANTALEONI^{4,5} & VÍCTOR J. MONSERRAT³

¹Istituto di Biologia Agroambientale e Forestale, Consiglio Nazionale delle Ricerche (IBAF–CNR), Via Salaria, km 29,300, I-00015 Monterotondo Scalo RM, Italy. E-mail: davide.badano@gmail.com

²Centro Nazionale per lo Studio e la Conservazione della Biodiversità Forestale “Bosco Fontana”, Strada Mantova 29, I-46045 Marmirolo MN, Italy

³Departamento de Zoología y Antropología Física, Facultad de Biología, Universidad Complutense de Madrid, C/ Jose Antonio Novais, 2, 28040 Madrid, Spain. Email: facevedoramos@gmail.com; artmad@bio.ucm.es

⁴Sezione di Entomologia, Dipartimento di Agraria, Università degli Studi, via Enrico De Nicola, I-07100 Sassari SS, Italy. E-mail: pantaleo@uniss.it

⁵Istituto per lo Studio degli Ecosistemi, Consiglio Nazionale delle Ricerche (ISE–CNR), Traversa la Crucca 3, Regione Balduina, I-07100 Li Punti SS, Italy. E-mail: r.pantaleoni@ise.cnr.it

Abstract

A new antlion (Neuroptera Myrmeleontidae Myrmeleontini), *Myrmeleon almohadarum* sp. nov., is described from southern Spain and Tunisia. The new taxon is closely related to the mostly sympatric *M. inconspicuus* Rambur and *M. mariaemathildae* Pantaleoni, Cesaroni & Nicoli Aldini but differing in body pattern, wing venation and larval chaetotaxy. The validity of the new species is also supported by a phylogenetic analysis based on COI sequences. The larva of this new species is described and compared with congeners. *M. almohadarum* appears to be associated with sandy environments.

Key words: Neuropterida, Myrmeleontini, antlion, Mediterranean, Iberian Peninsula, Tunisia

Introduction

The genus *Myrmeleon* Linnaeus is the most species-rich genus of the neuropteran family Myrmeleontidae, with around 180 described species, and the only one with a sub-cosmopolitan distribution, being absent only from oceanic islands and cold climates (Stange 2004). The larvae of this genus and closely related ones, i.e. *Euroleon* Esben-Petersen, attracted much attention being the most commonly encountered antlions building pit-traps (e.g. Gepp 2010; Devetak *et al.* 2012; Devetak & Arnett 2015). However, the considerable interest concerning the ethology and ecology of this genus is not counterbalanced by an adequate consideration of its taxonomy and phylogenetic relationships. The Euro-Mediterranean species were traditionally considered well known (e.g. Aspöck *et al.* 1980, 2001; Gepp 2010; Krivokhatsky 2011). Nevertheless, dedicated surveys conducted on the Italian islands and North Africa recently led to the discovery of new species of *Myrmeleon* (Pantaleoni *et al.* 2010; Pantaleoni & Badano 2012), implying an unnoticed diversity of this genus in the Mediterranean. During ongoing revisionary studies of Myrmeleontidae of the Iberian Peninsula (see Monserrat & Acevedo 2013) and North Africa, an undescribed species of *Myrmeleon*, similar to *M. inconspicuus* Rambur but distinctly differing in body pattern, wing venation and larval chaetotaxy was found in southern Spain and Tunisia. Moreover, in order to reconstruct the relationships among the members of the *M. inconspicuus* species complex and to test the species boundaries in this morphologically homogeneous group, we performed a molecular phylogenetic analysis based on cytochrome c oxidase subunit I (COI). These interesting findings confirm that the Mediterranean region represents an important centre of speciation for this genus.

Monserrat, V. J. y Acevedo, F., 2011. Nuevos datos sobre las hormigas león de la Península Ibérica (Insecta: Neuroptera: Myrmeleontidae). *Heteropterus Revista de Entomología*, 11 (1): 123-136.

2011	Heteropterus Revista de Entomología Heteropterus Rev. Entomol.	11(1): 123-136
------	---	----------------

ISSN: 1579-0681

Nuevos datos sobre las hormigas león de la Península Ibérica (Insecta: Neuroptera: Myrmeleontidae)

V. J. MONSERRAT^{1, 2}, F. ACEVEDO³

¹Departamento de Zoología y Antropología Física; Facultad de Biología;
Universidad Complutense; E-28040 Madrid, Spain

²E-mail: artmad@bio.ucm.es ³E-mail: acevedo.f@hotmail.es

Resumen

Se anotan nuevos datos sobre la distribución geográfica, fenológica y altitudinal de 18 especies de hormigas león (Insecta: Neuroptera: Myrmeleontidae) poco conocidas de la Península Ibérica, aportando para algunas de ellas nuevos datos sobre la biología, morfología o desarrollo larvario, sobre su preferencia de hábitat o sustrato vegetal, longevidad, comportamiento o depredadores de los imágos. La especie *Nemolus ornatus* (Navás, 1904) es registrada por primera vez de Portugal, se anotan nuevos datos sobre la larva de *Gymnocentrus variegatus* (Schneider, 1845) y se citan diez nuevos ejemplares de *Tricholepis ruficornis* Höllzel & Monserrat, 2002, enigmática especie de la que se anota nueva información sobre su comportamiento, biología y posible hábitat.

Palabras clave: Península Ibérica, faunística, biología, larva, Neuroptera, Myrmeleontidae.

Laburpena

Iberiar Penintsulako inurri lehoiei buruzko datu berriak (Insecta: Neuroptera: Myrmeleontidae)

Datu berriak ematen dira ezagutzera Iberiar Penintsulan oso ezagurak ez diren inurri lehoien 18 espezieen barne-keta geografiko, fenologiko eta altitudinalari buruz; zerbait espezieen kasuan ere datu berriak ematen dira biologia, morfologia edo larba-garapenerari buruz, edota habitat-eskakizun edo landare-sustratuari buruz, bizitza-luzera, portuera edo helduen harrapariari buruz. *Nemolus ornatus* (Navás, 1904) lehenengo aldiz aipatzen da Portugaletik, *Gymnocentrus variegatus* (Schneider, 1845) espeziearen larba buruzko datu berriak jasotzen dira eta *Tricholepis ruficornis* Höllzel & Monserrat, 2002 hamar ale berri aipatzen dira, espezie enigmatiko honen portuera, biologia eta habitat posibleari buruzko informazio berria eskainiz.

Gako-hitzak: Iberiar Penintsula, faunistika, biologia, larba, Neuroptera, Myrmeleontidae.

Abstract

New data on the ant lions from the Iberian Peninsula (Insecta: Neuroptera: Myrmeleontidae)

New data on the geographical, phenological and altitudinal distribution of 18 little-known ant lion species (Insecta: Neuroptera: Myrmeleontidae) from the Iberian Peninsula are given, and new data are provided for some of them on morphology, biology and larval development, or on the habitat or plant substrate preferences, longevity, behaviour or predators of imágos. The species *Nemolus ornatus* (Navás, 1904) is recorded for the first time from Portugal, new data on the larva of *Gymnocentrus variegatus* (Schneider, 1845) are given, and ten new specimens of the enigmatic species *Tricholepis ruficornis* Höllzel & Monserrat, 2002 are reported, giving new data on its behaviour, biology and presumed habitat.

Key words: Iberian Peninsula, faunistics, biology, larva, Neuroptera, Myrmeleontidae.

Monserrat, V. J. y Acevedo, F., 2013. Los mirmeleónidos (hormigas-león) de la Península Ibérica e Islas Baleares (Insecta, Neuropterida, Neuroptera: Myrmeleontidae). *Graellsia*, 69 (2): 283-321.

Graellsia, 69(2): 283-321

julio-diciembre 2013

ISSN: 0367-5041

doi:10.3989/graelisia.2013.v69.098

LOS MIRMELEÓNIDOS (HORMIGAS-LEÓN) DE LA PENÍNSULA IBÉRICA E ISLAS BALEARES (INSECTA, NEUROPTERIDA, NEUROPTERA, MYRMELEONTIDAE)

V. J. Monserrat* & F. Acevedo**

RESUMEN

V. J. Monserrat & F. Acevedo. 2013. Los mirmeleónidos (hormigas-león) de la Península Ibérica e Islas Baleares (Insecta, Neuropterida, Neuroptera, Myrmeleontidae). *Graellsia*, 69(2): 283-321.

Se revisan las especies de mirmeleónidos u hormigas-león (Insecta, Neuropterida, Neuroptera: Myrmeleontidae) de la Península Ibérica e Islas Baleares. Con una muy diversa presencia, frecuencia y abundancia, 26 especies pertenecientes a 15 géneros de esta familia son conocidas en la zona estudiada. De ellas, se incluye una clave de identificación de sus imágos, se recopila toda la información bibliográfica existente referente al área geográfica estudiada, y se recopilan y se anotan los datos conocidos sobre su biología, sus estadios larvarios y su distribución fenológica y altitudinal en la zona estudiada. Para 24 de estas 26 especies, se anotan nuevos datos sobre su distribución y biología en la zona tratada.

Palabras clave: Península Ibérica; Faunística; Biología; Neuropterida; Neuroptera; Myrmeleontidae; hormiga-león.

SUMMARY

V. J. Monserrat & F. Acevedo. 2013. The ants-lion from the Iberian Peninsula and Balearic Islands (Insecta, Neuropterida, Neuroptera, Myrmeleontidae). *Graellsia*, 69(2): 283-321 (in Spanish).

We review the ants-lion (Insecta, Neuropterida, Neuroptera: Myrmeleontidae) species known from the Iberian Peninsula and Balearic Islands. With very different degrees of presence, frequency and abundance, 26 ant-lion species belonging to 15 genera of this family are known in the area studied. Of these, an identification key of imagoes is provided, all the existing bibliographical information from the area is compiled, and a review of current knowledge about their biology and larval stages as well as their phenological and altitudinal distribution in the studied region is provided. For 24 of these 26 species, new data on their distribution and biology within in the area are also provided.

Key Words: Iberian Peninsula; Faunistical; Biology; Neuropterida; Neuroptera; Myrmeleontidae; Ant-Lion.

¹ Departamento de Zoología y Antropología Física, Facultad de Biología. Universidad Complutense E-28040 Madrid, Spain.

* artmad@bio.ucm.es

** facevedoramos@gmail.com